COLUMBIA LIBRARIES OFFSITE
HEALTH SCIENCES STANDARD
HX64084205
QM601 .K84 Lehrbuch der entwick
RECAP

QM601 K84

Columbia University
in the City of New York

College of Physicians and Surgeons

Library

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
Columbia University Libraries

http://www.archive.org/details/lehrbuchderentwi00koll

LEHRBUCH

DER

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN.

VON

DR. J. KOLLMANN,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN BASEL.

MIT 386 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA,

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1898.

RM601
K84

Das Recht der Uebersetzung bleibt vorbehalten.

Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Vorrede.

In diesem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte ist der Mensch in den Mittelpunkt der Betrachtung gestellt, auf ihn beziehen sich alle Beschreibungen und vergleichend-anatomischen oder vergleichend-embryologischen Angaben; sie sind nur seinetwegen herangezogen worden, um der Aufklärung seines Entwickelungsganges zu dienen. In den letzten zwanzig Jahren wurden so zahlreiche und wertvolle Beiträge zu den schon vorhandenen veröffentlicht, dass die Entwicklung des Menschen nun ebenso bekannt ist, wie diejenige irgend welcher Wirbeltiere, Selachier und Vögel nicht ausgenommen. Wenn freilich die Zahl der vorhandenen Schnittserien den Ausschlag geben würde, dann wären manche Bedenken am Platze, allein diese werden aufgewogen durch die bessere Verwertung des vorhandenen Materiales mit Hilfe der plastischen Rekonstruktion und der kombinierten Abbildungen. Vergrösserte plastische Darstellungen stehen in erster Linie wegen ihrer Treffsicherheit, sie stellen am zuverlässigsten die wegen der Kleinheit schwer verständlichen Formen dar. Kombinierte Abbildungen entstehen bekanntlich dadurch, dass die mit Hilfe des Prisma genau entworfenen Skizzen aufeinander folgender Schnitte zu einer einzigen Figur vereinigt werden. Solche Abbildungen sind lehrreicher als ganze Serien von einzelnen Schnitten, welche dem Beschauer nur Fragmente eines Organes vorführen. Es geht in der Embryologie wie in der Anatomie: Durchschnitte können selbst gewiegte Kenner in Verlegenheit setzen. Durch die beiden eben erwähnten Methoden ist das kärgliche Material für die Embryologie des Menschen in allen Teilen vollkommener ausgenutzt worden, als dasjenige anderer Formen, welche in reichlicher Menge zur Verfügung waren. Nachdem die nach plastischen Rekonstruktionen her-

gestellten Abbildungen oder die kombinierten Figuren den Vorzug vor anderen verdienen, wurden gerade solche in diesem Buche besonders häufig verwendet.

In allen Disziplinen, wo immer Abbildungen verwendet werden, erklären sie den Text, ja sie sind selbst ein Teil des Textes, und müssen leserlich sein, wie jener. Eine ausgiebige Bezeichnung kann ihren Nutzen beträchtlich erhöhen. Es wurden deshalb, nach dem Beispiel anderer Lehrbücher, statt der Zahlen oder Buchstaben die vollen Worte oder deren leicht verständliche Abkürzungen beigefügt. Freilich nehmen solche Figuren beträchtlich Raum in Anspruch, wenn sie gross genug sein sollen, auch ansehnliche Mittel. Der Herr Verleger Dr. Fischer ist meinen Wünschen in dieser Hinsicht mit schrankenloser Bereitwilligkeit entgegengekommen. Es wurden Clichés von Zinkotypien verschiedener Herstellungsart verwendet. Die Kgl. Universitätsdruckerei des Herrn H. Stürtz in Würzburg hat alle Schwierigkeiten, welche solche Clichés dem Druck entgegenstellen, durch eine vollkommene Technik überwunden.

Was die Anordnung des Inhaltes betrifft, so steht die Methodik bekanntlich noch keineswegs fest. Für den allgemeinen Teil hat sich zwar ein bestimmter Gang in der Darstellung allmählich herausgebildet in der Weise, dass die Schilderung des Eies und des Samens, der Furchung und Keimblattbildung vorangestellt und dann mit Recht das Kapitel über die Eihäute angereiht wird, denn diese entstehen so frühe, dass sie am besten der Schilderung der ersten Anlage des Embryo beigefügt werden. Bezüglich des übrigen Stoffes bin ich der Methodik der systematischen und vergleichenden Anatomie gefolgt und habe die Entwickelung des Skelett- und Muskelsystems, des Darm-, Gefäss- und Nervensystems der Reihe nach abgehandelt. Diese Anordnung hat den Vorzug, dass sie jedem Mediziner bekannt ist und schon deshalb die Orientierung vereinfacht. Zwischen die beiden grossen Abteilungen der Keimesgeschichte und der Organogenie wurde ein Abschnitt über die Entwickelung der Körperform eingefügt, wobei sich Gelegenheit bot, einige allgemeine Erscheinungen, die auch für die Entwicklungsgeschichte des Menschen bedeutungsvoll sind, wie Palingenesis und Caenogenesis, Urform der Wirbeltiere, Konkrescenz, spezielle Physiognomie der Embryonen u. dergl. kurz zu erwähnen.

Wer in eine wissenschaftliche Disziplin oder in einzelne Fragen derselben eindringen will, muss auch an den litterarischen Quellen schöpfen, d. h. Originalarbeiten lesen. Aus diesem Grunde sind am

Schlusse grösserer Abschnitte stets einige Werke und Abhandlungen erwähnt. Von diesen Citaten ausgehend, kann der Leser den Weg zu der übrigen umfangreichen Litteratur mühelos finden. Überdies hat Ch. S. Minot eine Bibliographie veröffentlicht (in Memoirs Boston Society of Natural history. Vol. IV. 1893), in welcher mehr als 3000 Abhandlungen über die Embryologie des Menschen und der Wirbeltiere, nach Organen geordnet, aufgeführt sind. Nebenbei giebt es Jahresberichte, ebenso wie die von H. H. Field neuestens herausgegebene Bibliographia anatomica, welche Verzeichnisse der embryologischen Litteratur enthalten. Beachtung derselben ist auch um deswillen geboten, weil so zahlreiche Arbeiten vorliegen, dass es bei Abfassung eines Lehrbuches, das hauptsächlich die allerersten Wochen des Entwickelungsprozesses darlegen will, notwendig wird, sich bezüglich der Buchgrösse eine gewisse Beschränkung aufzuerlegen. Bei der Auswahl der Hinweise wurden Abhandlungen bevorzugt, welche über menschliche Bildungsvorgänge berichten, in der Erwägung, dass es streng genommen nicht gestattet ist, die an einem Säugetier, oder gar an dem Vertreter einer andern Wirbeltierklasse gewonnene Einsicht ohne weiteres als für den Menschen im ganzen Umfang gültig, hinzustellen. Denn dies setzt eine bis in die Einzelnheiten vorhandene Übereinstimmung voraus. Selbst während der ersten Entwickelungsstufen fehlen die Unterschiede nicht, sie sind freilich gering, aber sie sind vorhanden und fordern die genaueste Analyse. Jede Spezies verdient in dieser Hinsicht besondere Beachtung und so auch der Mensch. Neben dieser strengen analytischen Darstellung des spezifisch menschlichen Entwickelungsganges musste freilich auch die synthetische Beurteilung zur Geltung kommen, d. h. es mussten gleichzeitig auch diejenigen Merkmale hervorgehoben werden, in welchen prinzipielle Übereinstimmung zwischen den näheren und den entfernteren Formen nachweisbar ist. Der Mensch ist das letzte Glied in der langen Reihe von Wesen, welche durch Umformung zu ihm hingeführt haben. Aus dem Transformismus folgt aber eine Verwandtschaft, die sich überall erkennen lässt, sobald statt der Unterschiede vielmehr die übereinstimmenden Eigenschaften ins Auge gefasst werden. Diese synthetische Beurteilung sichert der vergleichenden Anatomie ihre führende Rolle, und verleiht den Arbeiten eines Cuvier, Johannes Müller, C. E. v. Baer, Rathke u. A. die siegreiche Kraft und die weitgehende Bedeutung. Obgleich nun in diesem Buche die analytische Darstellung im Vordergrund steht, so ist doch die synthetische ebenfalls zu ihrem Rechte gekommen, freilich zumeist textlich

getrennt; in dem Kleindruck fanden auch bisweilen theoretische Erörterungen ihren Platz.

Bei der Abfassung dieses Buches ist mir, abgesehen von den schon erwähnten Herren, noch vielfache Unterstützung zu teil geworden: die Mitglieder der Basler medizinischen Gesellschaft und auswärtige Kollegen seien hervorgehoben, die mich mit embryologischem Material versorgt haben; dadurch wurde ich in den Stand gesetzt, die Entwickelungsgeschichte durch persönliche Erfahrungen auf breiter Grundlage kennen zu lernen. Dankend sei auch aus dem nämlichen Grund der Schlachthausverwaltung und des Basler Jagdklubs gedacht; ferner des stud. phil. Büchly, der mir verständnisvoll, mit Künstlerhand, viele Figuren gezeichnet und dem Prosektor Dr. Corning, der den grössten Teil der Korrekturbogen durchgesehen und viele wertvolle Berichtigungen beigefügt hat. Wer von der Absicht geleitet ist, den Anfänger mit den Hauptergebnissen vertraut zu machen, kommt nur zu leicht in die Gefahr, nach grösserer Abrundung zu streben, als sie der Zustand der Forschung gestattet. Nach dieser Seite hin war mir das reife Urteil meines Kollegen von ausserordentlichem Werte. Die Natur ist sehr delikat, und man muss immer auf der Hut sein, durch einen zu raschen Ausspruch ihr nicht Gewalt anzuthun. Man kann sich diese Warnung Goethes nicht oft genug wiederholen.

Basel, Weihnacht 1897.

J. Kollmann.

Inhalt.

Seite

Einleitung 1

I. Teil.

Vorentwickelung, Progenie 17

I. Das Ei, Ovulum 17

Bau eines dotterreichen Eies (Vogelei) 21

II. Reifung des Eies 25

III. Befruchtung 28

VI. Ort der Befruchtung 36

a) Ort der Befruchtung und Schwangerschaftstheorien . 36

b) Lebensdauer und Widerstandsfähigkeit des Samens . 38

c) Ovulation 41

d) Loslösung des Eies vom Eierstock, Wanderung durch die Tuben 47

II. Teil.

Keimesgeschichte, Blastogenie 49

I. Furchung, Segmentatio 49

a) Äussere Furchungserscheinungen 55

b) Innere Furchungserscheinungen, Mitosis 59

1. Auftreten und Umwandlung der dunklen (chromatischen) Kernteilungsfigur 60

2. Auftreten und Umwandlung der achromatischen (farblosen) Kernfigur, Kernspindel genannt 62

3. Strahlungen in dem Dotter 63

c) Amitosis oder Teilung von Zellen ohne Auftreten der Zellenteilungsfiguren 68

d) Wachstum und Regeneration in Verbindung mit dem Prozess der Zellteilung 68

II. Die Keimblase (Vesicula blastodermica) mit dem Fruchthof (Area embryonalis), von aussen betrachtet 69

Seite

III. Keimblase, innerer Bau 82
a) Herkunft des Entoderm und die Gastrulation 87
b) Urkeimblatt, Blastosphäre und Keimblase, Homologie der primären Keimblätter 92
c) Die Fundamentalorgane 96
IV. Primitivstreif und Canalis neurentericus 96
V. Chorda dorsalis, Wirbelsaite 104
1. Vorderes und hinteres Ende der Chorda 106
2. Subchordaler Strang 109
3. Herkunft der Chorda 109
VI. Mittleres Keimblatt, Mesoderm 113
a) Stammzone und Parietalzone 114
b) Herkunft des mittleren Keimblattes 118
c) Histogenetische Bedeutung der Keimblätter 123
d) Homologie des mittleren Keimblattes 128
e) Der Begriff „Keimblatt“ 128
VII. Urwirbel, Protovertebrae und ihre Derivate: Myotome, Sklerotome; Kopfhöhlen 131
a) Die Urwirbel, Protovertebrae (Somite) 131
Die erste Anlage des Urwirbels und das Auftauchen seiner Derivate, des Myotom und des Sklerotom 136
Besondere Merkmale der Rumpfmyotome 137
b) Kopfhöhle und Urwirbel des Kopfes, Somiten 140
c) Mesenchym 145
VIII. Die Grenzen des Fruchthofes und der Randwulst 146

III. Teil.

Die Eihüllen 154
A. Fötalanhänge 155
I. Das Amnion und die seröse Hülle 155
Fruchtwasser, Liquor amnii 159
II. Chorion 163
III. Der Dottersack, Vesicula omphalomesenterica 167
IV. Allantois, Urharnsack 171
a) Die bläschenförmige Allantois 171
b) Die Allantois ohne Blase, der Bauchstiel 174
B. Die Fötalhüllen 176
I. Die hinfälligen Häute, Membranae deciduae 176
a) Decidua vera 179
b) Decidua reflexa 182
II. Mutterkuchen, Placenta 188

IV. Teil.

Entwickelung der Körperform 196
I. Der menschliche Embryo bis zum Schluss des Medullarrohres 196
II. Menschliche Embryonen bis zum Eintritt der Nackenbeuge, I. Monat (Alter 15—21 Tage) 206
III. Menschliche Embryonen, I. Monat (Alter 21—30 Tage) . . . 219

Seite
IV. Menschliche Embryonen, II. Monat (Alter 5 Wochen) 226
V. Menschliche Embryonen, II. Monat (Alter 6 Wochen) 230
VI. Menschliche Embryonen, II. Monat (Alter 7—8 Wochen) . . . 232
1. Die spezifische Physiognomie der Embryonen 233
2. Palingenesis und Cänogenesis 237
3. Urform der Wirbeltiere 238
4. Kriterien für die Unterscheidung normaler und pathologischer menschlicher Embryonen 241
5. Längen- und Altersbestimmungen der Embryonen und der Föten 243

V. Teil.

Entwickelung der Systeme und Organe 247
I. Entwickelung des Skelettsystems 247
Allgemeines 247
a) Entwickelung des Kopfskeletts, Craniogenesis . . . 249
1. Belegknochen des Kopfskeletts; Fontanellen und Schalt-Knochen 257
2. Entwickelung der Knochenkanäle für Gefässe und Nerven an der Basis des Schädels 261
3. Metamerie des Wirbeltierkopfes 264
b) Entwickelung des Rumpfskelettes 267
c) Entwickelung der Extremitäten und des Gliedmassenskeletts 274
1. Obere Extremität 276
2. Untere Extremität 281
3. Entwickelung der Gelenke 285
4. Unterschiede zwischen Arm und Bein 285
5. Herkunft der fünfstrahligen Extremitäten der Wirbeltiere und des Menschen 287
II. Entwickelung des Muskelsystems 287
Allgemeines 287
a) Muskeln des Stammes 290
1. Entwickelung der dorsalen Stammesmuskulatur 290
2. Entwickelung der ventralen Stammesmuskulatur 291
3. Muskeln des Kopfes, der Augen und der Trommelhöhle . . . 292
4. Entwickelung der Halsmuskeln 297
5. Muskeln des Thorax 298
6. Diaphragma 298
7. Muskeln der Bauchwand 301
b) Muskulatur der Extremitäten 302
Allgemeines 302
1. Obere Extremität 303
2. Untere Extremität 306
III. Das Darmsystem 310
a) Allgemeines und Auftreten des Kopf-, Mittel- und Enddarms 310
b) Weitere Gliederung des Darmsystems in Kopf-, Vorder-, Mittel-, Becken- und Kaudaldarm 315
Kopfdarm mit Kiemenbogen und Kiemenspalten 318

Seite

c) Entwickelung des Gesichts mit Hülfe des Stirnfortsatzes und des ersten Kiemenbogens 324
d) Der Hals 329
e) Entwickelung der Mundhöhle 332
f) Organe der Mundhöhle 335
Zunge 335
Tonsillen 336
Drüsen des Kopfdarms; Speicheldrüsen 337
Prinzip der Entwickelung der Drüsen 337
g) Ausbildung des Darmrohres 340
Vorderdarm 340
Der Magen 341
Das Duodenum 343
Der Mitteldarm 343
Der Enddarm 347
h) Entwickelung der Zähne 351
i) Drüsen des Darmsystems 361
Schilddrüse und Thymus 361
Die Schilddrüse, Glandula thyreoidea 361
Thymus 363
Nebendrüsen der Schilddrüse 365
Glandula carotica 366
Die Leber 366
Die Bauchspeicheldrüse, Pankreas 369
k) Luftwege und Lungen 371
Atmungsorgane 371
l) Peritonaeum 375
Mesenterium commune und Omentum 375
m) Cölom 386

Entwickelung des Urogenitalsystems; Exkretorischer Apparat . . 393

I. Die Nierensysteme 393
Allgemeines 393
a) Die Vorniere, Pronephros 395
b) Urniere, Mesonephros, meist Wolffscher Gang genannt 397
c) Die bleibende Niere (Metanephros), auch Dauerniere genannt 403
Die Nebennieren 409

II. Entwickelung der Geschlechtsorgane 410
Die Keimdrüsen 410
Hoden, Nebenhoden und Urniere 414
Entwickelung der Samenfäden 416
Entwickelung des Eierstockes aus der indifferenten Keimdrüse . 418

III. Entwickelung der Geschlechtsgänge 422
Rudimentäre Organe, welche von der Urniere abstammen, bei dem Weibe 428
a) Der Sinus urogenitalis, die Harnblase und die äusseren Geschlechtsorgane 430
Entwickelung der Analöffnung 438
Die Analregion des Embryo in ihrer frühesten Form 439
Descensus ovariorum et testicolorum 441

Seite
IV. Entwickelung des Gefässsystems 445
Organe des Kreislaufs 445
Allgemeines 445
a) Das Herz 446
Das embryonale Herz im Innern 450
Sinus venosus und seine Umgestaltung 455
Die früheste Anlage des Herzens 457
b) Entwickelung des Arteriensystems 460
Die Aortenbogen 460
Die Arterien der Urniere und der Niere 466
c) Entwickelung des Venensystems 468
Venen der Extremitäten. — Venen der oberen Extremität . . 480
Venen der unteren Extremität 481
d) Der Kreislauf des Fötus bis zur Geburt 482
Der Kreislauf nach der Geburt 487
e) Blut, Blutgefässe und Lymphgefässe 488
Das Lymphgefässsystem 492
V. Entwickelung des Nervensystems 493
a) Das Centralnervensystem 493
Allgemeines 493
Innerer Ausbau des primitiven Medullarrohres 502
Entstehung der vorderen, motorischen Wurzeln 504
Entstehung der Spinalganglien und der hinteren, sensiblen Wurzeln 505
b) Der Ausbau der drei Gehirnblasen 508
c) Der Ausbau der hinteren Hirnblase 509
Das Kleinhirn, Cerebellum 512
d) Die mittlere Hirnblase 514
e) Die vordere Hirnblase 515
f) Die Hemisphären des Grosshirns, Hemisphaerium . . 520
Innerer Ausbau der Hemisphärenblasen 522
Corpus striatum 525
g) Rhinencephalon, Riechhirn 526
Das Ependym der Vorderhirnblase, die Plexus chorioidei und die Seitenventrikel 527
h) Äussere Umgestaltung der Hemisphärenblasen durch Furchen und Windungen 529
Primärfurchen, Sulci primarii 531
i) Peripheres Nervensystem 536
Allgemeines 536
k) Gehirnnerven 540
Nervus olfactorius 540
Hypoglossus 549
Entstehung des Kopfes, Kephalogenesis 550
l) Rumpfnerven 554
m) Sympathisches Nervensystem, Sympathicus 558
Sympathicus am Kopf 560
Halsteil des Sympathicus 561
Der Brustteil des Grenzstranges 562
Integument und Sinnesorgane 563
I. Integument 563
Entwickelung der Haare 564

Seite

Talgdrüsen, Glandulae sebaceae 567
Schweissdrüsen, Glandulae sudoriparae 568
Milchdrüsen, Glandulae lactiparae 569
Die Nägel, Ungues 571

II. Entwickelung des Auges 572

Entwickelung der Linse, Lens cristallina 575
Der Glaskörper, Corpus vitreum 589
Weitere Entwickelung des Augenbechers, fötale Augenspalte und Retina 580
Die Retina 582
Entwickelung der Chorioidea und Iris, der Sklera und Cornea . . 585
Die Entwickelung der Hülfsorgane 589
Der Thränenapparat 590
Allgemeine Bemerkungen über das Auge 592

III. Entwickelung des Gehörorganes 593

Das Labyrinthbläschen 593
Innere Entwickelung des Labyrinthes 598
Die innere Ausbildung der Säckchen und Ampullen 601
Die Umhüllungen des Labyrinthes 604
Entwickelung des Mittelohres 607
Entwickelung der Ohrmuschel und des äusseren Gehörganges 615
Umwandlung der ersten Kiementasche 619

IV. Entwickelung des Geruchsorganes 620

V. Entwickelung des Geschmacksorganes 629

Von der Geburt und der Entwickelung nach der Geburt . . . 630

Über Vererbung 633

a) Vererbungsgesetze 639
Faktoren der Vererbung 641
b) Vererbung erworbener Eigenschaften 643
c) Vererbungstheorien 646
Sachregister 652

Einleitung.

Aufgabe der Entwickelungsgeschichte. Ontogenie. Beziehung zu anderen Wissenszweigen. Phylogenie. Entwickelungsmechanik. Das biogenetische Grundgesetz.

Die Aufgabe der Entwickelungsgeschichte ist die Kenntnis von der Entstehung der organisierten Wesen im weitesten Sinne des Wortes, der Tiere wie der Pflanzen. Zu der Erforschung ihres Werdens führen zwei Wege, die, von verschiedenen Punkten ausgehend, sich bald begegnen und beständig durchkreuzen. Der eine Weg, der nächstliegende, verfolgt die Entwickelungsgeschichte der einzelnen Species, z. B. derjenigen des Menschen. Es ist diesem Zweig einst ungefähr dieselbe Rolle beschieden, wie der Anatomie des Menschen: er wird die Grundlage werden für die Entwickelungsgeschichte jener grossen Klasse von bewirbelten Wesen, an deren Spitze der Mensch steht. Die Entwickelungsgeschichte oder die Embryologie muss dabei die Erscheinungen feststellen, vom unscheinbaren Keim[1]) angefangen bis zu der völligen Reife des Organismus. Manches ist in dieser Hinsicht schon erreicht, viel bleibt noch übrig. Für menschliche Embryologie kann erst jetzt eine befriedigende Vollständigkeit erhofft werden, nachdem Hand und Auge durch das Studium der Entwickelungsgeschichte der Tiere hinreichend geübt sind, um die feinen Vorgänge zu verstehen und zu beurteilen, welche die Wiedergeburt des Menschen aus dem zarten Keim begleiten. Es muss hierbei jedes einzelne Organ, also Auge und Ohr, der Apparat der Ernährung, der Respiration, der Bewegung, in seinen einzelnen Teilen wie im ganzen von Stufe zu Stufe untersucht werden. Die Entwickelungsgeschichte der einzelnen Tierformen ist hierfür unerlässlich. Viele und gerade die schwierigsten Probleme werden nur durch die Untersuchung der Tiere aufgehellt.

[1]) *ἔμβρυον* Keim.

Unser Organismus steht nicht isoliert in der Natur, sondern ist das Endglied in einer unendlichen Reihe, durch welche menschliche Entwickelung hindurchgegangen ist. Durch diese Erkenntnis werden die Beziehungen zu der vergleichenden Anatomie innigere, als sie es jemals waren. Sie strebt nach der Erkenntnis der entwickelten Wesen. Für die Embryologie, welche das Verständnis der entstehenden Formen sucht, bildet also der Wissensschatz der ersteren die unentbehrlichste Grundlage.

Das Werden einer jeden Species, z. B. derjenigen des Menschen, oder eines Vogels u. dergl. muss zunächst in folgender Weise festgestellt werden.

Der Keim des Geschöpfes, die Eizelle muss bekannt sein, denn aus ihr geht unter den geeigneten Bedingungen das neue Individuum hervor: aus dem Froschei der Frosch, aus dem Vogelei der Vogel, aus dem Menschenei der Mensch.

Die Eier der verschiedenen Species sind oft kaum in der Form, aber dafür im innersten Wesen von vornherein so verschieden, dass nur immer die nämliche Art daraus hervorgeht. Es haben sich im Laufe der Zeit die spezifischen Eigenschaften der einzelnen Species so sehr befestigt, dass vorläufig keine äusseren Bedingungen bekannt sind, durch welche man es so weit bringen könnte, aus einem Hühnerei etwa eine Ente zu züchten. Man ist zwar imstande, den normalen Gang der Entwickelung des Eies durch äussere Bedingungen, wie experimentelle Eingriffe, abzuändern, aber es ist bisher unmöglich gewesen, die Merkmale der Species zu verwischen.

Die ersten Stufen, welche das Ei durchläuft, um ein dem elterlichen gleiches, aber jugendliches Geschöpf hervorzubringen, werden als Keimesgeschichte (Blastogenie) bezeichnet. Es giebt also für jede Species eine Keimesgeschichte, für den Frosch, für den Vogel, für den Menschen.

Ontogenie. Der ganze Komplex von Thatsachen, der über das Werden einer Species Aufschluss giebt, heisst Entwickelungsgeschichte des Individuums: Ontogenie[1]) (individuelle Entwickelungsgeschichte). Jedes Individuum durchläuft entwickelungsgeschichtlich eine Anzahl Stufen, bis es wieder zur Produktion von Eiern reif ist.

Von vielen Forschern, besonders von Huxley, wird die Gesamtsumme dieser Stufen als das eigentliche organische Individuum κατ' ἐξοχήν hingestellt. Diese Stufen umfassen für das menschliche Individuum den Eizustand, den ganzen übrigen Verlauf des werdenden Individuums innerhalb des mütterlichen Organismus, das Kindesalter, und endlich den Zustand der Reife, bis es wieder einem neuen Kinde das Leben zu verleihen imstande ist. Diese Deutung des Individuums ist namentlich für die Zoologie wichtig

[1]) ὄντα Individuen.

und für jene Tierformen, in denen das Individuum durch eine Mehrzahl selbständiger Stufen hindurchgeht, welche oft sehr verschiedenes Aussehen besitzen; und doch sind alle diese Stufen, wie bei dem Generationswechsel, aus einem und demselben Ei hervorgegangen. Die Embryologie in diesem Lehrbuch betrifft vorzugsweise die Ontogenie der Species Mensch von dem Ei bis zum Auftreten der fötalen Gestalt, also bis zum Schluss des zweiten Monates. Nur bezüglich einzelner Organe, die erst später wichtige Formen hervortreten lassen, wie z. B. das Gehirn, sind auch spätere Zustände berücksichtigt.

Nach dem eben Gesagten sind folgende Hauptabschnitte der Ontogenie des Menschen hervorzuheben:

1. Die Vorentwickelung, Progenie, sie beschreibt das Ei, Ovulum, den Samen, Sperma, samt dem Prozess der Befruchtung.

2. Die Keimesgeschichte samt der Entstehung der Körperform: Blastogenie[1]).

3. Die Entstehungsgeschichte der Organe: Organogenie.

Dabei liegt im Gegensatz zur anatomisch-physiologischen Betrachtung die Aufgabe nicht darin, funktionierende Organe zu beschreiben, sondern die Art ihres Aufbaues nachzuweisen. Es muss vor allem beachtet werden, dass die Bausteine nicht unvermittelt entstehen, sondern von vorausgegangenen tierischen Wesen in die Organisation des Menschen oder des Vogels u. s. w. herübergenommen sind. Trotz der ungeheuren Kluft, welche z. B. den Fisch vom Säugetier trennt, hat die Natur im Prinzip doch immer dieselbe Methode beibehalten, den Kopf, das Auge, das Gehörorgan u. s. w. entstehen zu lassen: die Organe können in ihrer weiteren Verwendung verschiedene Formen annehmen, so wie etwa mit Hülfe derselben Bausteine und desselben Mörtels kleine und grosse Gebäude mit wenigen und mit vielen Räumen hinauf bis zu Palästen hergestellt werden können. Der Beginn ist übereinstimmend, das Endresultat weist jedoch eine fast endlose Mannigfaltigkeit auf. — Die Ontogenie irgend eines Wirbeltieres, die des Menschen nicht ausgenommen, vermittelt dabei gleichzeitig eine umfassende Kenntnis der Entwickelung der Wirbeltiere im allgemeinen, denn die Gesetze, nach denen der Wirbeltierkörper entsteht, sind die nämlichen bei dem Fisch wie bei dem Menschen. Dabei ist aber zu beachten, dass es zwei Wege des Vergleichens giebt, einen, der die prinzipiellen Übereinstimmungen in der Entwickelung berücksichtigt, und den anderen Weg, der die prinzipiellen Unterschiede betont. Beide Wege sind unerlässlich und sind bei jeder ontogenetischen Darstellung im Auge zu behalten. Bei der Ontogenie des Menschen ist also vor allem das

[1]) βλαστός Keim, Sprössling.

Individuelle in den Vordergrund zu stellen: ist aber diese Aufgabe erreicht, dann ist doch wieder auf die Einheit hinzuweisen, auf das gemeinsame Band, das weite Kreise umschlingt. Mit Recht wird diese Übereinstimmung seit langer Zeit benützt, um Embryologie des Menschen auch an dem Embryo der Fische, der Vögel oder an den Embryonen unserer Haustiere zu lehren. Diese Übereinstimmung ist auf den ersten Stufen ausserordentlich, wie längst bekannt, ja so gross, dass Verwechslungen schon häufig vorgekommen sind. Dennoch zeigen sich auch schon bald die Unterschiede. Es sind kleine Abweichungen der Form. Hinter der Form liegt aber das Wesen. An dem Keim der Primaten wird z. B. schon der Unterschied von menschlicher Form erkennbar, und wäre es auch nur an einem einzigen Merkmal. Wir sind allerdings noch weit entfernt, die Struktur zu durchschauen, welche den Embryo in die eine oder in die andere Bahn lenkt, aber auch hierfür wird genaue ontogenetische Beobachtung noch die Aufklärung bringen.

Erste Voraussetzung für die entwickelungsgeschichtliche Forschung ist die Anatomie im weitesten Sinn, also Anatomie des Menschen und Anatomie der Tiere. Die Lagerung, Struktur und Textur der Organe im ausgebildeten Zustand müssen bekannt sein. Sie stellen das Ziel vor Augen, das die Ontogenie erreichen soll, indem sie Aufklärung giebt über die Entstehung des Fertigen.

Durch diese Auffassung der Entwickelungslehre entsteht eine grossartige Perspektive, welche sich auf die gesamte Organismenwelt erstreckt. Die Ontogenie ist aber hierfür unerlässlich. Darin liegt ein Teil ihrer Bedeutung. Ohne Ontogenie fehlen der Spekulation über die Stammesgeschichte der Species die thatsächlichen Unterlagen. Der andere Teil ihres Wertes liegt in der Aufgabe, die Entwickelung einer Species, z. B. des Menschen an sich, des Menschen wegen, zu kennen, um das Werden dieses einen Geschöpfes darzustellen. Die menschliche Anatomie erhält ein neues Licht, wenn die Entwickelungsgeschichte den Aufbau im ganzen, wie den Aufbau der Organe im einzelnen darlegt. Eine Menge von Eigenschaften werden erst dann verstanden, wenn die allmähliche Entstehung bekannt ist. Der blossen Beschreibung der Organismen gegenüber liefert die Ontogenie eine höhere Erkenntnis ebenso wie die vergleichende Anatomie, welche im Gegensatz zu jener an den erwachsenen Geschöpfen die Regeln des Werdens aufdeckt.

Beziehung zu anderen Wissenszweigen.

Die Schätzung der Entwickelungsgeschichte in der neueren Zeit beruht auf der Überzeugung von dem Werte der genetischen Methode überhaupt. Sie zwingt den Rechtsgelehrten, die Quellen des Rechtes aufzusuchen, den Sprachforscher, den Wurzeln der Sprache nachzuspüren, sie drückt dem Geschichtsschreiber die Urkunde in die Hand und beeinflusst in ähnlichem Sinn die Forschung fast aller Wissenschaften, denn Gewordenes ist nur aus dem Werden vollkommen verständlich. So muss der Mediziner sich Kenntnisse über Entwickelung aneignen, nicht lediglich der Vollständigkeit halber, sondern weil die

medizinischen Fächer sie dringend fordern. Eines derselben hat wegen des langen historischen Verbandes das erste Anrecht darauf, im Zusammenhang mit der Entwickelungsgeschichte genannt zu werden, die Geburtskunde. Sie war es, welche die Erfahrungen der Embryologie gastlich aufnahm und ihnen eine getreue Überlieferung zuteil werden liess. Es lag dies nahe und wird sich für manche Kapitel auch noch fürderhin so gestalten. Denn die Entwickelung der Eihüllen oder Eihäute des Embryo, das Wachsen des Fötus, die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht bezeichnen viele verbindende Brücken aus den rein theoretischen Gebieten der Embryologie hinüber zur Geburtskunde.

Soweit individuelle Entwickelung bis jetzt bekannt ist, folgt sie bestimmten Regeln oder Entwickelungsgesetzen, sofern der Ausdruck „Gesetz" für den allgemeinen Nachweis von Thatsachen erlaubt ist, die durch Beobachtung ermittelt sind. Diese Gesetze gelten, und das ist wohl ein Beweis für ihre allgemeine Richtigkeit, nicht bloss für die Entwickelung aller Species, sondern haben auch volle Geltung für krankhaft gestörtes Werden.

Darauf beruht der Zusammenhang der Embryologie und der pathologischen Anatomie, wo es sich immer um pathologische, um gestörte Entwickelung handelt. Sie wird nur begreiflich aus der Kenntnis der normalen Vorgänge, allein wie oft haben nicht jene krankhaften Bildungen zur Erkenntnis der normalen geführt [1])?

Es ist schwer, auch nur annähernd den Gewinn zu bestimmen, den pathologische Anatomie und Embryologie sich schon gegenseitig gebracht. Alle Hemmungsbildungen gleichen Experimenten, ähnlich denen, welche unsere Vivisektoren in den physiologischen Instituten anstellen, um die Rolle irgend eines Organes zu erkunden, während das Triebwerk des Lebens noch im vollen Schwunge ist. Die Natur kargt nun keineswegs mit ihren vivisektorischen Versuchen, weder bei dem Menschen noch bei den Tieren; kein Organ, weder das höchste noch das niedrigste, bleibt verschont. Dabei ist besonders bedeutungsvoll, dass die zarten Keime die gewaltsamen Eingriffe überdauern. Das Spiel der Lebensthätigkeit ist zwar aus der gewöhnlichen Bahn abgelenkt, aber es hört nicht auf. Es entstehen Änderungen der Gestalt und der Funktion, beide von gleichem Werte, obwohl die funktionellen Änderungen ein allgemeineres Interesse verdienen wegen der zahlreichen Beziehungen, die sie weit über die pathologische Anatomie hinaus hervorrufen. Ich erinnere hier nur an die Hemmungsbildungen im Bereich des Auges, des Gehörorganes, des Mundes, der Glieder und vor allem des Gehirns. Das Organ

[1]) Es handelt sich dabei hauptsächlich um das grosse Gebiet der sog. teratologischen Erscheinungen (τέρας Ungeheuer, Monster; Teratologie. Lehre von den Monstrositäten) und um die Theromorphien, d. i. Tierähnlichkeiten (θήρ, θηρός das Tier). Für die historische Seite dieser Frage siehe J. Fr. Meckel, Handbuch der path. Anatomie. Leipzig 1812; Ch. Darwin, Die Abstammung des Menschen, übersetzt von J. V. Carus, E. Haeckel, l. i. c., Wiedersheim, Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. 2. Aufl. 1893.

des Geistes bleibt oft auf einer frühen Bildungsstufe stehen, die übrigen Organe erhalten ihren Ausbau und sind thätig, aber die Funktionen des Gehirns sind durch den Ausfall in der Organisation so eingeengt, stehen oft auf so niederer Stufe und wirken so eigenartig auf den Körper, dass die Zoologie schon einmal Miene machte, diese menschlichen Wesen, die Mikrocephalen, wegen der pithekoiden Merkmale, für ihr Gebiet in Anspruch zu nehmen.

Je mehr sich die Entwickelungsgeschichte in das Werden einer besonderen Art, z. B. des Menschen, versenkt, desto mehr wird der Beobachter gewahr, dass der Aufbau der ganzen Körperform wie der eines jeden einzelnen Organes nicht bloss ein morphologisches Problem darstellt, sondern auch einen physiologischen Prozess. Der junge Keim, der sich zu einer Individualität emporringt, zeigt schon im allerersten Beginn Funktionen: Stoffaufnahme, Stoffwahl, Wachstum, welche Beachtung finden müssen; viele Erscheinungen des Fortschrittes der Wesen, der Arbeitsteilung der Organe, der Degeneration etc. sind allein verständlich aus einem Wechsel der Funktion. Jeder Keim ist mit einer solchen Lebensfülle ausgestattet, dass er alles, was zu seinem Gedeihen notwendig ist, mit einer fast grausamen Energie an sich reisst. Diese Energie wächst von Stufe zu Stufe, wobei der mütterliche Organismus von der Frucht oft bis zur Erschöpfung verbraucht wird. Erhaltung der Species ist das einzige Ziel. Die Energie des Werdens zeigt sich u. a. auch in der siegreichen Abwehr ansteckender Krankheitskeime, obwohl das Kind von den Säften der Mutter zehrt. Weder die Struktur der Gefässwände noch die Annahme einer filtrierenden Thätigkeit bestimmter Zellen sind imstande, diese Thatsache genügend zu erklären, sondern lediglich die mit dem Keim wachsende Individualität, ausgerüstet mit der ganzen Fülle jugendlicher Lebenskraft. Allein solche Erkenntnis gewinnen Entwickelungsgeschichte und Physiologie doch erst nach gründlicher Umschau in dem Tierreich. Aus der Keimesgeschichte des Menschen allein flössen diese Erfahrungen zu langsam und zögernd. Diese auch für die Praxis wichtigen Vorgänge werden in unendlich vielen Fällen nur begreiflich aus den an der Keimesgeschichte der Tiere gewonnenen Einblicken. Nicht eine unbestimmte Neigung oder die Freude am Wissen treibt also dazu, für den Ausbau der Physiologie der Entwickelung auch an den niederen Formen vergleichende Untersuchungen anzustellen, diese werden vielmehr zu Erfahrungen an dem gleichen Objekte, aber in einfacherer, der Erkenntnis zugänglicherer Gestalt.

Physiologie und Entwickelungsgeschichte haben noch andere Berührungspunkte dort, wo mechanische oder physikalische Kräfte eine Rolle spielen. In dem reifen Organismus vollzieht sich die Cirkulation des Blutes, der Gang des Lichtes durch die brechenden Medien des

Auges, des Schalles durch die labyrinthischen Räume des Ohres u. s. w. nach bestimmten Regeln der Physik und der Mechanik. Man darf voraussetzen, dass auch bei dem Aufbau der organisierten Wesen mechanische Momente eine hervorragende Rolle spielen werden. Für pflanzliche und tierische Gestaltung ist diese Beteiligung nachgewiesen. Um das Problem der Entwickelung auch von dieser mechanischen Seite aus noch weiter zu verfolgen, hat sich die Embryologie mit der Mathematik verschwistert. In allen Wissenszweigen, die sich mit der Beobachtung und dem Versuch befassen, ist es die Mathematik, die zu den genauesten Schlüssen führt. Sie wird auch das verborgene Spiel der Atome aufklären helfen, das die Mechanik der Entwickelung begleitet. Wir sehen mit unseren verbesserten Instrumenten bis jetzt feine Punktmassen, die, mit den stärksten Tauchlinsen betrachtet, an der Grenze des Sichtbaren liegen, in jeder Zelle sich nach bestimmten Gesetzen teilen und wieder zu neuen Gebilden vereinigen. Es giebt kein Organ, dem sich solche Zellen, die Abkömmlinge des befruchteten Keimes, nicht anschlössen, sowohl in den Pflanzen wie in den Tieren und in dem Menschen. Die mathematischen Figuren, welche den Zellteilungsprozess mit strenger Regelmässigkeit begleiten, deuten unverkennbar auf physikalische und chemische Kräfte. Allein so tief wir auch in diese Vorgänge eingedrungen und dieser fast ehernen Ordnung im einzelnen gefolgt sind, noch fehlt der Schlüssel für tieferes Verständnis. Der Lebensprozess ist durch alle diese Einzelheiten noch nicht durchsichtiger geworden. Vor sechzig Jahren sagte der berühmte C. E. v. Baer, einer der geistvollsten Denker: „Noch manchem wird ein Preis in der Entwickelungsgeschichte zuteil werden, die Palme aber wird der Glückliche erringen, dem es vorbehalten ist, die bildenden Kräfte des tierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensverrichtungen des Weltganzen zurückzuführen. Der Baum, aus welchem seine Wiege gezimmert werden soll, hat noch nicht gekeimt." Wie oft glaubten wir uns in diesen sechzig Jahren von unausgesetzter Arbeit und nach so manchem Erfolg schon nahe dem Ziel, allein die Palme hat noch keiner errungen.

Unterdessen winkt doch immer neue Hoffnung. Wird man vielleicht zunächst sich mit der Annahme beruhigen müssen, dass wie die Materie, so auch die einfachsten Urwesen von Ewigkeit her vorhanden waren, so dringen wir dennoch immer tiefer in das Geheimnis der Lebensprozesse ein. Es wäre eine neue Etappe erreicht, wenn sich die Prophezeiung erfüllte: dass es einem Mathematiker vielleicht gelingen werde, durch Variation einiger Parameter wie in einem flüssigen Nebelbild eine Form der Gestalten der Tierwelt in die anderen überzuführen, so wie ein Kegelschnitt in einen anderen sich umwandeln lässt (Mach). Erste Vorbedingung ist hierfür das Thatsachen-Continuum der Embryologie, der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie. Über diese

Hoffnung mögen manche den Kopf schütteln, aber wir müssen uns die Natur begreiflich vorstellen, sonst hat Naturwissenschaft keinen Sinn. Niemand kann voraussehen, wo dem mechanistischen Verständnis der Grundphänomene des Lebens die Schranke gezogen ist.

Bisher wurde nur der eine Weg, der zur Entwickelungsgeschichte der Species führt, berücksichtigt. Der zweite Weg führt dazu, die heute existierenden Formen aus den vorausgegangenen abzuleiten. Es geschieht dies durch die vergleichende Embryologie, welche die Formen, die Entstehung der lebenden Wesen wie der Organe auf ihre Herkunft prüft. Bekanntlich zielt ein Teil dieser Anstrengungen dahin, die Geschichte der Schöpfung klarzulegen. Die Lehre von der allmählichen Umwandlung niederer Lebewesen in höhere unter der Wirkung natürlicher Bedingungen darf jetzt den Anspruch erheben, als eine Thatsache angesehen zu werden. Alle Erfahrungen sprechen in diesem Sinne. In der Geschichte des Erdenlebens hat es eine Zeit gegeben, in welcher nur Wirbellose und noch keine Wirbeltiere existierten. Dann folgte eine Epoche, in welcher von den Wirbeltieren nur Fische und Amphibien und Reptilien existierten und noch keine Säugetiere. Eine ähnliche Stufenreihe von niederen zu höheren Arten ist auch in dem Pflanzenreich nachgewiesen. Das ist alte Erkenntnis. Die Paläontologie und die mit ihr so eng verbundene vergleichende Anatomie haben ferner Tausende von Beweisen dafür erbracht, dass die Tier- und Pflanzenarten nicht unabhängig voneinander, jede für sich durch einen besonderen Schöpfungsakt ins Leben getreten sind, sondern von einfacheren Lebensformen abstammen. Die geographische Verbreitung der Arten spricht in dem nämlichen Sinn, in sofern als alle Erfahrungen unverkennbar für jede Art auf eine Urheimat oder ein Ausbreitungscentrum hinweisen. Endlich kommen als wesentliche Stützpunkte die sogenannten rudimentären Organe dazu, welche unnütz und für den Lebensprozess gleichgültig sind. Die Wale und manche andere Tiere entwickeln im Mutterleib Zähne, mit denen sie niemals beissen. Der menschliche Embryo hat zu der nämlichen Zeit ein besonderes, von dem späteren verschiedenes Geruchsorgan (das Jacobson'sche Organ), mit dem er nicht riechen kann. An der Ohrmuschel sind Bewegungsapparate, die wir niemals brauchen, und so sind zahlreiche Bildungen dieser Art im Knochen-, Muskel- und Gefässsystem zu finden. Sie sind ein altes Erbe, eine direkte Folge des genealogischen Zusammenhanges.

Unter dem Gewicht all dieser Gründe hat der Transformismus nach und nach den Widerstand besiegt, der zwischen den positiven und den naturhistorischen Anschauungen herrscht. Selbst die aus naheliegenden Gründen am schwersten zu erörternde Frage von der Stellung des Menschen in der Natur ist allmählich einer vorurteilsfreien Erörterung zugänglich geworden. Die Tierwelt drängt sich bis hinauf in unsere

eigene Sphäre und übernimmt für unseren eigenen Körper die Rolle der stützenden Unterlage. Sichtbare körperliche Grenzen entdeckt das Auge nicht, das wird widerspruchslos anerkannt. Obwohl ferner nicht alle Organe den höchsten Grad von Ausbildung erlangt haben, und wir vielen rückgebildeten Teilen begegnen, nimmt der menschliche Organismus doch die höchste Stufe der Organisation ein; dennoch steht er an der Spitze. Die Quelle des Übergewichtes liegt in dem Centrum des Nervensystems, in dem Gehirn. —

Sobald die Entwickelungsgeschichte des Menschen die durchlaufenen Zustände mit jenen anderer Organismen in Verbindung bringt, wird sie zur Stammesgeschichte. Sie tritt in die Bahnen der Vergleichung, um zu beachten, welcher Art die Vorgänge bei anderen Formen sind, gleichviel, ob sie verwandt, also hoch organisiert sind oder auf der Stufenleiter der Organisation tief stehen. Die vergleichende Embryologie wird so bei dem innigen Zusammenhang der Lebewelt naturgemäss zu der Entwickelungsgeschichte der Tierstämme oder zu der Phylogenie[1]). Unter einem Tierstamm verstehen wir die Summe aller derjenigen Organismenformen, welche, wie z. B. die Wirbeltiere, ihren gemeinsamen Ursprung von einer und derselben Stammform ableiten. Von der Phylogenie erwarten wir Aufklärung, wie aus den niedersten Organismen allmählich höher entwickelte ausgingen, wie Entwickelung von Stufe zu Stufe weiterführte von den Wirbellosen zu den Wirbeltieren und von diesen durch die Fische zu den Amphibien, den Sauriern, und allmählich noch höher bis zu den Säugern. Ihr fällt ferner die Aufgabe zu, das Typische mitten im Flusse der wechselnden Erscheinungen festzustellen und über die Verschiedenheiten hinweg auf das Gemeinsame hinzuweisen. Phylogenie

Die Grundlage und unentbehrlichste Voraussetzung einer Phylogenie, sei es des Tier- oder des Pflanzenreiches, ist vor allem die genaue Kenntnis der Entwickelung der Individuen, also der Ontogenie. Ohne sie keine Stammesgeschichte. Ebenso wichtig wird für die phylogenetische Forschung die Paläontologie, denn eine ansehnliche Aufgabe dieser Wissenschaft besteht darin, die Formenreihen der ausgestorbenen Organismen untereinander und mit den Jetztlebenden zu vergleichen. Sie entwirft daraus ein Bild von den verschiedenen Floren und Faunen, welche im Verlaufe der Erdgeschichte, auf der Oberfläche unseres Planeten nacheinander erschienen sind. Seitdem Darwin (1859) das Signal zu einer vergleichenden Betrachtung der organischen Verwandtschaften aufs neue gegeben und die Abstammungslehre neu begründet hat, erscheinen die ausgestorbenen Organismen als Blutsverwandte der Jetztlebenden.

[1]) *φῦλον* Stamm.

Vervielfältigung und Vervollkommnung der Formen aus einfacheren Wesen auf Grund eines genealogischen Zusammenhanges lehrt die Paläontologie mit ebenso beredter Zunge, wie die Entwickelungsgeschichte der Species.

Der Gedanke des Transformismus taucht bald mit, bald ohne strengere Begründung schon bei Geoffroy, St. Hilaire, Lamarck, Goethe, Oken u. A. auf, aber Darwin gebührt das grosse Verdienst, dem Transformismus in den grossen Hauptzügen eine handgreifliche Gestalt gegeben zu haben. Sein erstes Werk, das die mächtigste Anregung gegeben hat, führt den Titel: Entstehung der Arten im Tier- und Pflanzenreich durch natürliche Züchtung, Ins Deutsche übersetzt von H. G. Bronn. Zu weiterer Begründung folgten dann: Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation, übersetzt von V. Carus; dann Abstammung des Menschen, übersetzt von V. Carus u. s. w. An Umfang und Bedeutung, an Wiederhall bis in die fernsten Kreise menschlicher Erkenntnis sind diese Werke eine wissenschaftliche That ersten Ranges.

Was die Phylogenie durch die Betrachtung der Entstehung des ganzen Organismus erreicht, dasselbe Resultat ergiebt sich durch die Vergleichung der einzelnen Organe innerhalb der Tierstämme.

Wer den Bau der entwickelten Oberhaut, den des Centralnervensystems und der einzelnen höheren Sinnesorgane zunächst kennen gelernt hat, wird den Eindruck haben, dass hier jede Verwandtschaft zwischen den einzelnen Organen fehle. Sobald aber die Entwickelungsgeschichte lehrt, dass die Anlage des Centralnervensystems und die Oberhaut aus einer Quelle stammen, dem äusseren, oberflächlich liegenden Keimblatt (Ektoderm), und dass das Gehörorgan, der lichtbrechende Teil des Auges, die wichtigsten Bestandteile des Geruches und Geschmackes, kurz alle Sinnesepithelien aus der Umformung der nämlichen Ektodermzellen hervorgehen, dann ist nicht bloss eine Förderung des Verständnisses der genannten Organe erzielt, sondern eine Menge physiologischer und pathologischer Erscheinungen erhalten ein neues Licht, denn auf den ersten Blick Verschiedenes und Getrenntes wird dadurch als ein Gleichartiges und Verwandtes dem Geiste vorgeführt.

Allein der Wissenskreis erweitert sich fast ins Unmessbare, wenn wir sehen, dass dieselbe Regel die ganze Klasse der Wirbeltiere beherrscht, ja dass selbst jene Klassen der Wirbellosen unter derselben Regel stehen, bei denen höhere Differenzierung in verschiedenen Organen bereits ausgeprägt ist. Wir haben dann das Recht, von einer Stammesgeschichte des Nervensystems und der Sinnesorgane und dergl. zu sprechen, und vor unserem Geist taucht das ganze Bild von dem Ziel auf, das die Natur durch Entfaltung der Fähigkeit des Empfindens und Wollens erreicht hat und zwar durch Differenzierung des ersten elementarsten

Klümpchens von Ureiweiss, welches auf Reize zu reagieren imstande war. Die immer weitere Differenzierung dieser Substanz führte zur Entwickelung des Nervensystems, und führte zu Sinnesorganen, eine lange Bahn, mit zahllosen Varianten und Stufen, auf denen sich der Geist allmählich entwickelte, aus niederen Formen der Wahrnehmung, von Gedächtnis und Urteil sich höher und höher erhebend, bis er in dem Menschen die Stufe des Selbstbewusstseins erreicht.

Wie jeder Organismus ein historisches Produkt ist, welches im Laufe der geologischen Epochen und durch die Wechselwirkung unzähliger Vererbungs- und Anpassungsprozesse zu seiner Stelle in der Reihe der Tiere oder Pflanzen gelangt ist, so auch jedes Organ. Es giebt nicht nur eine Stammesgeschichte jeder Species, es giebt auch eine solche der Organe.

Die Kiemenbogen und Kiemenspalten des Menschen sind nur verständlich auf Grund der Kenntnisse über Bau und Funktion der Kiemen bei den Fischen. Wer diese Organe im ausgebildeten Zustand bei den niederen Wirbeltieren nicht versteht, wird niemals die Tragweite jener Entdeckung zu würdigen wissen, die bei den Amnioten das vorübergehende Auftreten dieser Bogen und Spalten feststellte, und noch weniger die ganze Reihe glänzender Entdeckungen begreifen, welche man unter dem Ausdruck von Derivaten dieser Bogen und Spalten zusammenfassen kann.

Aus dem über die Stammesgeschichte eben Gesagten geht hervor, dass die Phylogenie eine umfangreiche, weitreichende Aufgabe hat, die in der vergleichenden Erforschung der Keime aller lebenden Wesen, in der vergleichenden Erforschung ihrer Körperform und in derjenigen ihrer Organe beruht. Ihr Forschungsgebiet lässt sich in folgender, übersichtlicher Weise vergegenwärtigen:

Stammesgeschichte, Phylogenie der Pflanzen und der Tiere.

Jede dieser grossen Abteilungen beschreibt und erklärt:

1. die Stammesgeschichte des Keimes, Prophylie, des Eies wie des Samens samt dem Prozess der Befruchtung;
2. die Stammesgeschichte der Körperform, die Blastophylie, dazu in naturgemässem Zusammenhang die Stammesgeschichte der Gewebe, Histophylie;
3. die Stammesgeschichte der Organe, Organophylie.

Alle die bisher geschilderten Wege der Forschung zeigen erstens den innigen Zusammenhang grosser Wissenskreise untereinander: die Entwickelungsgeschichte giebt und empfängt und steigt nur zu höherer Erkenntnis empor durch die Wechselwirkung verschiedener Forschungsgebiete: zweitens die Wechselwirkung zwischen Onto- und Phylogenie, denn die Ableitung des fertigen Organismus aus dem einfachen Keim braucht die Stammesgeschichte der lebendigen Wesen und umgekehrt.

An diese zwei Arten von Erklärung der Organisation der Tiere schliesst sich ein dritter Weg der Forschung, die Entwickelungsmechanik. Sie geht direkt den Entstehungsursachen nach, den gestaltenden Kräften, welche in dem Reich der Organismen als verae causae bei der Entwickelung mitwirken. Auch die Entwickelungsmechanik der Organismen besitzt eine ontogenetische und eine phylogenetische Aufgabe, wobei als Forschungsmethode das analytische Experiment in den Vordergrund tritt. Alle Vorgänge in der Natur unterliegen der Gesetzmässigkeit. Bei dem Sehen, Hören, bei der Thätigkeit des Herzens, bei dem Kreislauf des Blutes spielen physikalische Gesetze eine Rolle. Sie beeinflussen auch das Wachstum der embryonalen Organe. Inwiefern dies der Fall ist, während die ererbten Eigenschaften den Vogelembryo zum Vogel, den Säugetierembryo zum Säugetier ausbilden, das nachzuweisen, ist Aufgabe der Entwickelungsmechanik. Sie knüpft an alle biologischen Disciplinen an, umfasst in ihrem Forschungsgebiet alle Lebenswesen von den niedersten Protisten bis zu den höchsten tierischen und pflanzlichen Organismen.

Entwickelungsmechanik.

Die mechanischen Erklärungsversuche des Entwickelungsprozesses beginnen mit Pander. Nach ihm bildet die Keimhaut den Leib und die Eingeweide des Tieres durch den einfachen Mechanismus des Faltens. Später wurde von seiten der Philosophie (Lotze) die Mechanik der Gestaltbildung ins Auge gefasst, und das ungleichförmige Wachstum oder die ungleichförmige Vegetation als Ursache der Lageveränderungen bezeichnet. Von anatomischer Seite hat His die Mechanik der Gestaltung auf das Problem von den Formveränderungen einer ungleich sich dehnenden Platte gestellt. Aufs neue macht sich jetzt eine Reihe von Forschern die Förderung der Entwickelungsmechanik zur Aufgabe.

Die Entwickelungsmechanik fragt dabei stets nach den physikalischen oder physiologischen Ursachen, welche die Gestalt bedingen. Während die morphologische Forschungsmethode bemüht ist, eine bestimmte Gestalt, wie diejenige des Menschen und diejenige seiner Organe, aus anderen Gestalten (aus den Vorfahren) abzuleiten, fragt die Entwickelungsmechanik nach den physiologischen Einflüssen, welche die Entstehung der Gestalt hervorgebracht haben. Allein auch diese Art der Forschung ist gezwungen, die genetische Methode anzuwenden und die physiologischen Einflüsse an den einfachsten Formen zu studieren, bei denen die morphologischen wie die mechanischen Prozesse für das Verständnis klarer und durchsichtiger sind (siehe das Vorwort). Auch sie muss analysierend die Prozesse bei den Vertretern einzelner Species beobachten und, wenn dies geschehen ist, die Ahnen der Species demselben Vergleich und Versuch unterwerfen, um dann synthetisch zu höherem Verständnis des Vorganges weiterzuschreiten, durch die Umschau auf grosse Reihen, bei denen die Prozesse in der Hauptsache identisch verlaufen.

Schon längst hatte man beobachtet, dass sich die Embryonen im äusseren Aussehen in hohem Grade gleichen. Aus diesem von zahlreichen Forschern gewonnenen Ergebnis geht hervor, dass der Embryo ein mehr oder weniger verblichenes Bild der gemeinsamen Stammform darstellt. Diesen Gedanken hat Darwin zuerst etwas vorsichtig ausgesprochen. Schon bestimmter lautet der Satz Fritz Müller's: „In der kurzen Frist weniger Wochen oder Monde führen die wechselnden Formen der Embryonen und Larven ein mehr oder minder vollständiges treues Bild der Wanderungen an uns vorüber, durch welche die Art im Laufe unzähliger Jahrtausende zu ihrem gegenwärtigen Stande sich emporgerungen hat.“ Haeckel stellte dann kurz die Thesis auf: „Die Ontogenie ist eine kurze Rekapitulation der Phylogenie“[1]). Um diesen Satz ist ein heftiger Streit geführt worden. Man erklärte ihn bald für zutreffend, bald mit ebenso grosser Bestimmtheit für falsch. Dieser auffallende Widerspruch liegt nicht in der Natur der sich entwickelnden Wesen, sondern in dem verschiedenen Standpunkt der Beobachter. Die analytische Thätigkeit bei Erforschung der Entwickelung einer Species muss neben dem Verlaufe des Prozesses vor allem die Unterschiede feststellen, wodurch sich diese Species von einer anderen unterscheidet. Denn nur auf solche Weise werden die wichtigen Eigenschaften festgestellt, welche diese Species von anderen während der Entwickelung trennen. Wer aber seine ganze Aufmerksamkeit beständig auf die unterscheidenden Merkmale richtet, ist dadurch verhindert, die Übereinstimmung zu betonen. Im Gegenteil, es entwickelt sich bei ihm ein besonderer Scharfsinn für die Wahrnehmung der trennenden Eigenschaften. Er wird teilweise zu Anschauungen gelangen, welche mit denen des grossen Cuvier übereinstimmen, und die Ansicht vertreten, jede Species sei ein von ihren Vorgängerinnen unabhängiges und verschiedenes Produkt der Natur. Von diesem Gesichtspunkt aus wird er aber die Lehre, die Ontogenie sei eine kurze Rekapitulation der Phylogenie, bekämpfen und mit Nachdruck auf alle jene Erscheinungen hinweisen, welche das Gegenteil bezeugen. So machen ihn die gewonnenen Thatsachen zu einem Gegner dieser sonst bedeutungsvollen Lehre. — Diejenigen aber, welche vergleichende Embryologie ins Auge fassen und dabei nach der Herkunft der Tierwelt fragen, sind geneigt, die trennenden Schranken wenig zu beachten, denn sie sehen unter der Verschiedenheit stets die vorhandene Einheit zum Ausdruck kommen. Sie gehen den übereinstimmenden Merkmalen nach und erkennen in der Entwickelung eines jeden Wirbeltieres die Wiederkehr immer desselben Vorbildes. Die auf den ersten Blick unerklärliche Mannigfaltigkeit der voll entwickelten Wesen wird dadurch vereinfacht. Tausende von Formen, im

[1]) Haeckel, E., Generelle Morphologie. Bd. 2. S. 7. 1866

reifen Zustande so verschiedenartig, zeigen sich im Grunde, bei dem Beginn der Bahn doch einheitlich organisiert. Es kommt dann noch folgende Erscheinung hinzu: bei nahe verwandten Arten fallen die Änderungen der Ontogenese in verhältnismässig späte Stadien. Man wird also um so mehr Ähnlichkeiten finden, je früher man die Stadien mit einander vergleicht. Das Gegenteil findet statt bei der Vergleichung zweier voneinander entfernter Organismen. Hier hat man frühe, schon in den ersten Entwickelungsstufen, auf manche Abweichungen zu rechnen, allein innerhalb so grosser Übereinstimmung, dass Verwechselungen von Vögel-, Raubtier- und Menschenembryonen vorgekommen sind. Alle Beobachter, welche auf die übereinstimmenden Merkmale achten, halten nach ihren Erfahrungen von der nahen Verwandtschaft an dem Satze fest, dass in der Ontogenie eine unverkennbare, wenn auch abgekürzte Rekapitulation der Phylogenie enthalten sei. Und sie haben in diesem Festhalten unbedingt recht, nur muss in jedem einzelnen Falle festgestellt werden, wie weit diese Wiederholung der Stammesgeschichte reicht. Die wiederholten Merkmale sind oft nur unvollkommen angedeutet und schwer nachweisbar, aber sie werden niemals vermisst. Aus ihren Zeichen wird in Verbindung mit denen der Ontogenie, der Anatomie und Paläontologie einst der Weg begreiflich, welchem die Entwickelung des Lebens auf der Welt gefolgt ist.

Freilich sind hierfür noch viele und mühevolle Anstrengungen notwendig, um in gemeinsamer Arbeit und von allen Seiten her die Einsicht in die Vorgänge bei dem Werden der Geschöpfe zu vertiefen. Manche schütteln noch das Haupt über dieses Beginnen, allein es muss immer aufs neue wiederholt werden, dass die Aufgabe der Naturwissenschaften in der kausalen Verknüpfung der Erscheinungen liegt. Die Versuche, diese kausale Verknüpfung zu erkennen, bestehen nicht nur in Thatsachen, sondern auch in Hypothesen. Auch sie spielen in der Wissenschaft eine wichtige Rolle und dürfen nicht allzu geringschätzend abgeurteilt werden. In immer wechselnden Gestalten steigen sie herauf, kämpfen um ihr Dasein, um teils bald wieder zu verschwinden, teils um einige Zeit eine Herrschaft zu üben, teils endlich, um bleibende Bausteine des Tempels zu bilden, den der menschliche Geist der ewigen Ursache alles Geschehens errichtet.

Die tabellarische Übersicht lässt die verschiedenen Abteilungen der Entwickelungsgeschichte erkennen, die Haeckel als Biogenie bezeichnet hat. Unter dieser Bezeichnung wird die Lehre von der Zeugung und Entwickelung der Geschöpfe zusammengefasst. Diese Lehre gliedert sich in:

A. Ontogenie.

Ontogenie: individuelle Entwickelungsgeschichte der Pflanzen und der Tiere.

Jede dieser Abteilungen beschreibt und erklärt:

1. die Vorentwickelung, Progenie, das Ei wie den Samen, also männliche und weibliche Geschlechtsprodukte samt dem Prozess der Befruchtung;
2. die Keimesgeschichte, samt der Entstehung der Körperform, Blastogenie; dazu die Entwickelung der Gewebe, Histogenie;
3. die Entwickelung der Organe, Organogenie.

B. Phylogenie.

Phylogenie: Entwickelung der Stämme, Stammesgeschichte der Pflanzen und der Tiere.

Jede dieser Abteilungen beschreibt und erklärt:

1. die Stammesgeschichte des Keimes, Prophylie, des Eies wie des Samens samt dem Prozess der Befruchtung;
2. die Stammesgeschichte der Körperform, die Blastophylie, dazu die Stammesgeschichte der Gewebe, Histophylie;
3. die Stammesgeschichte der Organe, Organophylie.

Literatur

Die Hand- und Lehrbücher über die Ontogenie und über die vergleichende Embryologie werden getrennt aufgeführt, obwohl eine scharfe Trennung nicht immer streng durchführbar ist und es sich meist nur um eine grössere oder geringere Betonung der einen oder der anderen Aufgabe handelt.

Ontogenie.

Bonnet, Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Säugetiere. 1891.

Coste, Histoire du développement. Paris 1859. 2 Bde. und Atlas in Folio.

Forster und Balfour, Grundzüge der Entwickelungsgeschichte der Tiere. Übersetzt von Kleinenberg. Leipzig 1876.

Hertwig, O., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 5. Aufl. 1896.

Kölliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1861. 2 Aufl. 1879. — Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig 1884.

Minot, Ch. S., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. New-York 1892. Englisch. Übersetzt von Kästner. Leipzig 1894.

Romiti, Lezioni di embriogenia humana e comparata dei vertebrati. Siena. 3. Aufl. 1888.

Remak, R., Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin 1855. 2.

Schäfer, Embryology in Quain's Elements of Anatomy. 1890.

Ontogenie einzelner Species:

Balfour, F. M., Development of Elasmobranch Fishes. London 1873.

Bonnet, R., Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schaf-Ei. Arch. f. Anat. 1884 und 1889.

Duval, M., Atlas d'embryologie. Paris 1888. betrifft das Hühnchen.

Keibel, Fr., Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweins. In „Morphologische Arbeiten", herausgegeben von Schwalbe. Jena. 1893 Bd. 3. 1895 Bd. 5.

Götte, A., Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig 1875. Mit Atlas.

His, W., Anatomie menschlicher Embryonen. Mit Atlas. 2°. Leipzig 1880—1885.

Rathke, H., Entwickelungsgeschichte der Natter (Coluber natrix), Königsberg 1839, 4°, und der Krokodile. 1866. 4°.

Vergleichende Entwickelungsgeschichte.

Baer, C. E. v., Über Entwickelungsgeschichte der Tiere. 2 Teile. Königsberg 1828 und 1837.

Balfour, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Dr. C. Vetter. 2 Bde. Jena 1881.

Haddon, A. C, An Introduction to the Study of Embryology. London 1887.

Haeckel, E., Generelle Morphologie. 2 Bde. Berlin 1866. — Natürliche Schöpfungsgeschichte. 8. Aufl. Berlin 1889. — Anthropogenie. 3. Aufl. Leipzig 1877.

Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. 2 Bde. Jena 1890.

Rathke, H., Entwikelungsgeschichte der Wirbeltiere, Leipzig 1861, und seine zahlreichen Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Danzig 1820—1825.

Romanes, C. J., Darwin und nach Darwin. 2 Bde. Übersetzt von Vetter und Nöldeke. Leipzig 1892 und 1895.

Selenka, Studien zur Entwickelungsgeschichte der Tiere. Wiesbaden. 4°. (Echinodermen, Maus, Opossum, Affen u. s. w.)

Entwickelungsmechanik.

His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.

Roux, W., Ges. Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Leipzig 1895. 2 Bde. — Archiv für Entwickelungsmechanik, herausgegeben von W. Roux, erscheint seit 1895 in Leipzig und enthält Arbeiten von Barfurth, Born, Crampton, H. Driesch, Heidenhain, Mitrophanow, Morgan, Samassa, O. Schulze, Seeliger, Tornier, G. Wolff u. A.

I. Teil.

Vorentwickelung, Progenie.

I. Das Ei, Ovulum.

Das Ei ist eine für die Erhaltung der Species organisierte Zelle. Jedes lebendige Wesen entwickelt sich aus einem Keim, der bei der überwiegenden Zahl der Tiere und Pflanzen eine einfache Zelle darstellt. Auch das reife Ei des menschlichen Weibes ist eine von dem Eierstock sich loslösende Zelle. Jeder weiss, dass sich das Huhn aus dem Ei entwickelt, dass Fische und Frösche aus den Fischeiern und den Froscheiern hervorgehen, aber nicht allgemein bekannt ist es, dass eben diese Eier den Wert von Zellen haben und dass die Säugetiere und der Mensch aus derselben zelligen Grundlage entstehen, um nach einer Reihe von Wandlungen ihre bestimmte Form anzunehmen. So ist der Ausgangspunkt nahe verwandt, und dennoch das Ziel jeder einzelnen Entwickelungsform unendlich verschieden.

Die Eizelle des Menschen stammt aus dem Graafschen Follikel des Eierstockes und ist, wie die Eier der Säugetiere, eine Kugel von etwa 0,2 mm (1/5 Linie) Grösse. Das Ei hat folgenden Bau:

Eine zarte Hülle, 14 μ dick, die Eihülle, Zona pellucida, sie umschliesst:

1. den Dotter, Vitellus, in demselben
2. das Keimbläschen, Vesicula germinativa, 37 μ gross, und in diesem
3. der Keimfeck, Macula germinativa.

Die untenstehende Figur ist teilweise nach einem menschlichen Ei aus dem Eierstocke entworfen. Aus einem solchen kleinen Ei geht die ganze Natur des Menschen in wesentlichen und unwesentlichen Eigenschaften hervor. Es hat keine Ähnlichkeit mit dem ausgebildeten Wesen. Auch die stärksten Vergrösserungen zeigen durchaus nichts, was auf die spätere Form hindeuten könnte.

Evolutionstheorie.

Als die mikroskopische Untersuchung dieses Gebildes noch unvollkommen war, glaubte man, es enthalte in äusserster Feinheit nicht nur das vollendete Wesen und alle Organe, sondern auch alle Nachkommen. Aber nichts von alledem ist zu erkennen. Diese Theorie wurde Evolutionstheorie, auch Präformationstheorie genannt (Leibnitz, Haller u. a.).

Der Dotter besteht aus einer feinkörnigen Protoplasmamasse, welche in unzusammenhängenden, unregelmässigen Linien angeordnet ist, dazwischen liegt eine etwas anders beschaffene, hellere Substanz. Protoplasma (*πρῶτος* erstes, *πλάσμα* Gebilde) ist ein Gemenge organisierter Materie aus festen und flüssigen Teilen mit chemischen und physikalischen Eigenschaften besonderer Art und belebt. Diese Eigenschaften teilt auch der Kern, der in den Zellen vorkommt. Ohne Protoplasma kein Leben. Feinste Körnchen, Mikrosomen, sind bald spärlich, bald reichlich vorhanden, je nach der Beschaffenheit und den Eigenschaften des Protoplasma. Ihre Verteilung ist bald gleichmässig, bald

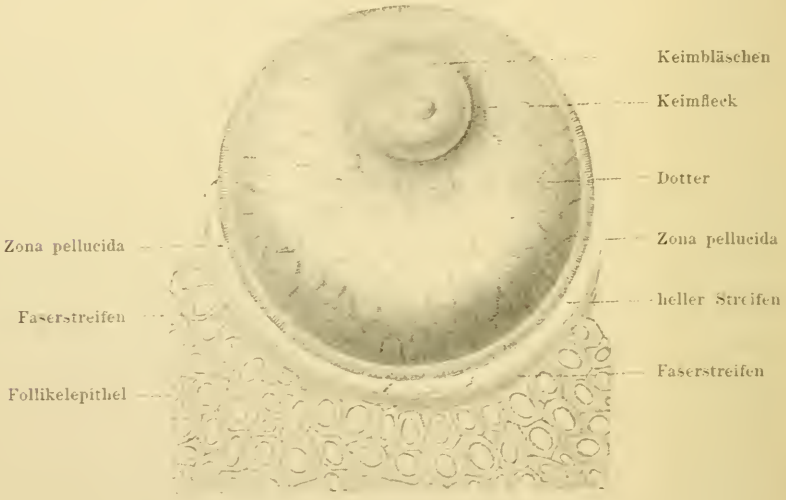


Fig. 1.
Ei des Menschen aus einem reifen Follikel. 25 mal vergr.

ungleichmässig, sie sind gefärbt oder ungefärbt. Ihre Verteilung ist verschieden nach den verschiedenen Formen. Mit der Entwickelung erhalten die Zellen in den Geweben verschiedenes Protoplasma und damit verschiedene Funktion.

Das Keimbläschen erscheint auf den ersten Augenblick wie ein heller, kugelförmiger Raum in dem Innern des Dotters: es ist nicht gleichartig, stets finden sich granulierte Züge, welche von dem Rand aus nach dem Keimfleck hinziehen, das Kerngerüst. Zwischen diesen Zügen ist eine hellere Substanz nachweisbar, der Kernsaft. Das Kerngerüst färbt sich und wird als chromatische Substanz von der ungefärbten, achroma-

tischen unterschieden[1]). Das Keimbläschen der reifen Eier besitzt eine Grenzschicht, welche seine Masse umschliesst und wahrscheinlich wie bei den Eiern der Säugetiere so fest ist, dass sie einem leichten Druck widersteht.

An jedem entwickelten Eierstocksei des Menschen ist ferner vorhanden:

1. Ein perivitelliner Spaltraum, nur etwas über 1 μ weit, der aber wahrscheinlich wie bei anderen Säugern nach dem Eindringen des Sperma durch Kontraktion des Dotters sich vergrössert;
2. eine äussere helle Randzone des Dotters; nur an frischen Eiern sichtbar, sie verschwindet nach Färbungen. Sie ist 4 bis 6 μ breit;
3. die Protoplasmazone, fein granuliert, 11—21 μ breit;
4. die Deutoplasmazone, im Centrum, mit mattglänzenden, stark lichtbrechenden, gröberen und feineren Partikelchen, die aber mit dem umgebenden Hyaloplasma zusammenfliessen[2]).

Die netzförmigen feinen Fäden im Dotter entsprechen wahrscheinlich dem „Dotternetz", das Schäfer bei dem Huhn beschrieben hat, Balfour und A. Schultz bei Selachiern und das sich vortrefflich nachweisen lässt bei Reptilien. Dieses Dotternetz, auch „Keimfortsätze" genannt, welche das Keimbläschen mit der Peripherie des Dotters verbinden[3]), sind also eine weitverbreitete Erscheinung. Wenn das Ei eine für die Erhaltung der Art spezifisch organisierte Zelle ist, dann müssen auch seine Nachkommen, die Zellen, etwas von einem Netz besitzen. Diese Struktur ist denn auch nachgewiesen, wie sich später zeigen wird.

Der Keimfleck ist eine bestimmte, dunklere Substanzportion im Innern des Keimbläschens von besonderer Beschaffenheit, von stärkerem Lichtbrechungsvermögen als Kernsaft und Kerngerüste und mit glatter Fläche von der Umgebung abgesetzt. Der Keimfleck führt amöboide Bewegungen aus. Die Gestaltveränderungen können mehrere Stunden anhalten (Nagel, Waldeyer): amöboide Bewegungen sind an dem Keimfleck der Eier von Tieren oft gesehen, wie an den Eiern der Arachniden (v. Bambecke), bei dem Wels und dem Karpfen (Eimer).

Die Zona pellucida ist fein gestrichelt und passierbar für protoplasmatische Fäden, welche sie radiär und geschlängelt durchziehen, und so das Ei direkt mit der Umgebung, d. h. den Follikelzellen, in Verbindung setzen. Die Zona ist wahrscheinlich eine Auflagerung der Follikelzellen.

Das Ei des Menschen kennt man erst seit 1827; früher hielt man die Graaffschen Follikel für die Eier. Ihre genauere Bezeichnung als „Eier" ist erst dann möglich geworden, als vorzugsweise durch R. Wagner auch in

[1]) $\chi\rho\omega\mu\alpha\tau\iota\zeta\omega$ ich färbe. — [2]) Nagel, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 31. 1888. Mit 2 Tafeln. Abbildungen über das Menschenei. — [3]) Waldeyer, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 22. 1883. Seit Leydig nennt man diese Keimfortsätze auch Spongioplasma, die dazwischen befindliche Substanz Hyaloplasma. (Zoolog. Anz. Bd. 11. S. 254. 1887.) Pflüger, Arch. f. die ges. Physiologie. 1875.

anderen Tierklassen eine ähnliche Bildung der Eier nachgewiesen und durch Schwann die gesamte Erscheinungsreihe auf die Zellenbildung zurückgeführt und nach der Zellentheorie beurteilt ward. Die klare Vorstellung bedurfte aber noch vieler Arbeiten. Heute ist zwischen dem Bau des Eies und der Zelle folgende Übereinstimmung festgestellt:

Der Dotter entspricht dem Leib der Zellen, also dem Protoplasma der Zellen;

Das Keimbläschen entspricht dem Kern der Zellen;

Der Keimfleck entspricht dem Kernkörperchen.

Die Eier sind im wesentlichen bei den verschiedenen Tieren gleich, allein in bestimmten, für die allgemeine Beurteilung gleichgültigen Merkmalen verschieden. Diese Merkmale können für die besondere Art insofern wichtig sein, als sie die spezifischen Eigenschaften derselben auszeichnend zum Ausdruck bringen. Das Ei bleibt in allen Fällen eine morphologische und physiologische Einheit.

Nahrungs-dotter. Bildungs-dotter.

Die Dottermasse der Eier der Säugetiere und vieler Wirbel- und wirbelloser Tiere wird vollständig zur Bildung des Embryo verwendet, so dass nach der ersten Anlage des Leibes kein überschüssiges Nährmaterial vorhanden ist. Allein in sehr vielen Fällen geht nur ein Teil des Dotters in die Keimbildung über, ein anderer wird dagegen erst allmählich von dem Embryo assimiliert, wie z. B. bei den Haifischen, manchen Amphibien, den Reptilien, Vögeln und ebenfalls vielen wirbellosen Tieren. Diese erst später zum Aufbau des Körpers verwendete Dottermasse, welche gleichsam die erste Nahrung des Embryo darstellt, heisst Nahrungsdotter zum Unterschied zu dem für die Keimbildung verwendeten Dotter, der als Bildungsdotter (Reichert) bezeichnet wird. Der Nahrungsdotter ist aber keine lediglich äussere Zugabe zur Eizelle, sondern durchdringt das Innere; gleichviel, ob das Protoplasma mehr gleichmässig den Dotter einschliesst (periblastische Eier der Gliedertiere) oder einseitig sich grösstenteils um das peripherisch gelegene Keimbläschen (Vögel) anhäuft. Die Ablagerung des Dotters geschieht in das Innere des ursprünglichen Ei-Protoplasma. Um den Nahrungsdotter findet sich immer eine wenn auch oft schwer nachweisbare Protoplasmarinde, in seinem Inneren dann noch Fortsätze, welche alles einschliessen und mit dem rundlichen Ausgangspunkt des Bildungsdotters, dem Kern, in Verbindung, setzen[1]). Aus der Übereinstimmung der Säugetiereier mit denen des Menschen darf man annehmen, dass auch das menschliche Ei nur wenig Nahrungsdotter besitze. Es ist an ihm nichts der Art zu sehen.

Der Dotter ist keine leblose Masse, sondern ein lebendiger, wenn auch oft mit viel eiweissartigen Stoffmassen beladener Zellenleib. Das kann nicht

[1]) Diese Auffassung des Nahrungsdotters ist von Gegenbaur begründet worden. Arch. f. Anat. und Physiol. 1866. Für das Festhalten daran ist Haeckel schon oft eingetreten und Waldeyer hat durch die Betonung des Rindenprotoplasmas und der Keimfortsätze an den dotterreichen (meroblastischen) Eiern die Anschauung von der Einheit des Eies trotz Nahrungsdotter wesentlich gefestigt. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22. 1883.

oft genug betont werden. Die Zusammenziehungen des Dotters nach dem Eindringen der Samenfäden beweisen dies, ferner die Bewegungen, welche schon vor der Befruchtung beobachtet worden sind[1]), endlich die Strahlenfiguren und Umordnungen des Dotters, welche die Fortsetzung dieser Vorgänge durch alle Teile desselben beweisen.

Aus den physiologischen Vorgängen, welche die endliche Entstehung eines neuen Individuums begleiten, muss der Schluss gezogen werden, dass sich in jedem Ei funktionell verschiedenes Plasma befindet: das eine, welches altes Erbe der Menschenspecies und der Menschenrasse enthält, das sogenannte Ahnenplasma (Idioplasma) und endlich jene geringe Spur von Nährplasma, das ebenfalls noch in jedem Menschen-, wie in jedem Säugetierei enthalten sein muss. Das Idioplasma ist der Grund, dass aus jedem Ei die entsprechende Tierart entsteht, aus dem Froschei der Frosch, aus dem Entenei die Ente und aus dem Menschenei der Mensch; es enthält die Qualitäten der Tierform, wozu auch die Sexualität, die Entstehung des verschiedenen Geschlechtes, gehört. Das Idioplasma lässt ferner die geringen, aber doch bedeutungsvollen Verschiedenheiten entstehen, welche die Individualität von den Individuen derselben Species auszeichnen; das Nährplasma wäre dagegen jene Nährsubstanz für die ersten Schritte auf dem Weg zur Individualität. An welche Teile diese verschiedenen Plasmen gebunden sind, ob an den Dotter oder an den Kern, oder an beide Teile, soll in einem späteren Kapitel erwähnt werden.

Ahnen-plasma Nährplasma

Das kleine dotterarme Menschenei ist wie dasjenige der Säugetiere offenbar aus einem dotterreichen Ei hervorgegangen und stellt keinen primitiven, sondern einen sekundären Zustand dar, der sich von einem dotterreichen Ei herleitet. Monotremen (Echidna) haben noch solche dotterreiche Eier, ebenso besteht ein Dottersack, aus dem der Embryo ernährt wird. Aus diesem Grunde ist es unerlässlich, die Beschaffenheit eines dotterreichen Eies kennen zu lernen. Es eignet sich hierfür am besten ein Vogelei, und zwar entweder ein Enten- oder ein Hühnerei, welche bevorzugte Untersuchungsobjekte sind. Dadurch wird auch gleichzeitig der Bau der Reptilien- und der Selachiereier verständlich, weil sie nach demselben Prinzip gebaut sind und ferner werden alle jene Abänderungen des Entwickelungsganges aufgeklärt, welche durch eine grosse Dottermasse bedingt sind.

Bau eines dotterreichen Eies (Vogelei).

Das eben gelegte Hühnerei hat innerhalb der Eischale zunächst eine Schalenhaut, die aus zwei Blättern besteht. Im grösseren Teil ihrer Ausdehnung bleiben die beiden Blätter stets in inniger Berührung miteinander, am breiten Ende gehen sie jedoch auseinander und so entsteht zwischen ihnen ein mit Luft erfüllter Raum, die sog. Luftkammer. An ganz frischen Eiern findet sie sich nicht, erscheint jedoch nach einiger Zeit und nimmt an Ausdehnung zu, je mehr das Eiweiss durch Verdunstung zusammenschrumpft. Gleich unter der Schalenhaut

[1]) Ransom, Philosoph. Transactions. Vol. 157. p. 631. 1868. Mit Tafeln.

kommt das Eiweiss (Albumen), das in den tieferen Lagen gegen den Dotter hin von mehr flüssiger Beschaffenheit ist. Zwei aus zusammengedrehten dichteren Eiweissschichten bestehende gewundene Schnüre, die Chalazen (Hagelschnüre, Fig. 2) gehen von den beiden Enden des Eies zu den gegenüberliegenden Stellen des Dotters; der Dotter ist von

Fig. 2.
Hühnerei nach dreitägiger Bebrütung, etwas vergrössert.

einer durchsichtigen sich leicht faltenden Membran, der Dotterhaut umgeben. Den ganzen Innenraum der Dotterhaut nimmt der Dotter ein. Dem blossen Auge erscheint er überall ziemlich gleichförmig mit Ausnahme einer Stelle, wo sich unmittelbar unter der Dotterhaut eine kleine weissliche Scheibe von ungefähr 4 mm im Durchmesser befindet. Dies ist die Cicatricula (Narbe) oder Keimhaut. Hier hat an dem frisch gelegten Hühnerei die Entwickelung schon begonnen und bis zu der obenerwähnten weisslichen kleinen Scheibe geführt, welche immer nach oben gerichtet ist, wie man auch das Ei legen möge. Diese Erscheinung erklärt sich dadurch, dass die Dottermasse in der Umgebung der Scheibe leichter ist als im übrigen Teil der Dotterkugel oder mit anderen Worten, dass der Schwerpunkt der Kugel exzentrisch liegt. Eine ähnliche Erscheinung ist auch bei den Froscheiern beobachtet. Der dunkle Pol der Kugel, an welchem die Bildung zunächst beginnt, ist leichter, und deshalb nach oben, dem Licht zugewendet.

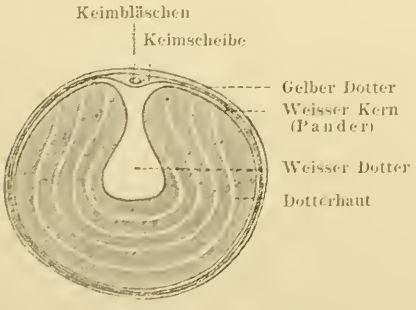


Fig. 3.
Eizelle des Huhnes (vulgo Dotter).

Die Dotterkugel ist nicht gleichartig gebaut. Auf dem Durchschnitt eines hartgesottenen Dotters treten zwei verschiedene Substanzen hervor,

die eine hell, sie wird durch das Kochen nicht so fest wie der übrige Dotter und ist in folgender Weise angeordnet (Fig. 3):

Unter der Keimhaut findet sich ein ansehnliches Lager, das zuerst auffällt (der sog. Pandersche Kern), dieses Lager erstreckt sich bis in die Mitte der Dotterkugel in Gestalt eines kleinen Glaskolbens. Dann kommen aber noch dünne Schichten solch weissen Dotters vor, welche den gelben durchziehen, aber eine Schichte findet sich auch unmittelbar unter der Dotterhaut, und bildet eine dünne Deckschichte für den gelben Dotter, die sog. Keimrinde oder Dotterrinde. Die Hauptmasse der Kugel besteht also aus gelbem Dotter (siehe die Fig. 3).

Mikroskopische Beschaffenheit.

Beide Dotterarten bestehen bei den Vögeln aus Kügelchen, die wir Dotterkügelchen nennen. Im gelben Dotter sind sie 25—100 μ gross und enthalten stark lichtbrechende Partikelchen von kaum $^1/_{1000}$ mm Dicke. Der weisse Dotter zeigt ebenfalls Dotterkügelchen (von 4—75 μ Grösse), die also nicht so umfangreich sind, jedoch noch kleinere Kügelchen in ihrem Innern beherbegen.

Es ist viel darüber gestritten worden, ob diese Dotterkugeln als Zellen aufzufassen sind oder nicht. Ich bin mit vielen anderen Beobachtern der Meinung, dass sie keine Zellen sind, sondern nur organisierte Bestand-Teile einer grossen zusammengesetzten Eizelle, die einen einzigen Kern besitzt, den man als Keimbläschen bezeichnet. Das Ei bleibt eine Zelle, gleichviel ob dasselbe eine kaum merkliche Menge von Nahrungsdotter aufgenommen hat (Amphioxus) oder eine mässige Quantität (Cyclostomen, Amphibien, oder eine umfangreiche Masse (Reptilien, Vögel). Der Streit über die Natur der Elemente des Dotters wird noch längere Zeit währen, weil die Dotterkügelchen, namentlich auch bei Wirbellosen, Zellen oft täuschend ähnlich sehen und die mikroskopische Entscheidung über ihre wahre Natur grosse Schwierigkeiten bietet. Später wird noch wiederholt von diesen Dotterkugeln die Rede sein, jedoch immer nur von dem Gesichtspunkte aus, dass das Ei, wenn auch oft sehr zusammengesetzt, dennoch eine morphologische und physiologische Einheit sei. In der Litteratur findet man sehr häufig die Bezeichnung „Dotterzelle", für Dotterkugel. Die Bezeichnung Dotterzelle ist wegen der damit verbundenen Missverständnisse gänzlich zu vermeiden, denn bei den Wirbeltieren giebt es im Ei nur „Dotterkugeln" und Dotterplättchen, wie oben erwähnt wurde, welche aber keine Zellennatur besitzen. Bei den Amphibien sind die Dotterkügelchen gänzlich verschieden von denen der Vögel, hellglänzend, krystallinisch; bei den Selachiern tonnenförmig und von sehr zierlicher Beschaffenheit. Das Aussehen der Dotterelemente zeigt eine grosse Mannigfaltigkeit, aber unter welcher Form sie auch auftreten mögen, sie stellen stets eine konzentrierte Form der eiweissartigen Substanzen dar und keine Zellen. — Über intravitelline Körper anderer Art, die kern- und zellenartige Struktur zeigen, sind die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen (Leydig, Zoolog. Anzeiger 1887. S. 624). Wir stehen überhaupt erst am Anfang unserer Kenntnisse. Es finden sich neben den Keimbläschen noch andere Kerne in dem Ei des Hundes und Kaninchens und kernartige (bis 6 μ grosse) runde Gebilde im Ei des Schafes (Bonnet); da werden auch Vakuolen, Nebenkerne, stäbchenförmige Körper, Bakteroiden u. s. w. im Ei beschrieben. Fortgesetzte Untersuchungen werden noch manche Enthüllung bringen. Aber auch dann noch bleibt die morphologische wie

die physiologische Einheit des Eies unangetastet, ebenso wie die einer Amöbe, die verschiedenen Inhalt zeigt. Die Dottermasse ist übrigens in ihrer Zusammensetzung durch das ganze Ei nicht gleich. E. v. Beneden beschreibt bei Kaninchen, Vespertilio und Rhinolophus, in den nahezu reifen Eiern drei verschiedene Portionen von Dotterarten, die sich konzentrisch folgen, wie sie teilweise auch in der Figur 1 zum Ausdruck gebracht sind. Durch die vergleichende Untersuchung sind schon zahlreiche Beispiele einer Schichtung des Dotters gefunden worden. Pflüger und Hensen haben an den Eiern aus dem Eierstock der Katze und des Kalbes „innere und äussere Dotterschichten" beschrieben, die als konzentrische Ringe auftreten können. Dieselbe Erscheinung kennt man ferner an dem Ei vieler Fische, deren Namen ich nur nenne: Stichling (Ransom), Barbe (His), Alburnus lucidus und Cepola rubescens (Brock). Leuciscus rutilus (Hoffmann) u. s. w. Diese Beobachtungen sind von Bambecke[1]) jüngst zusammengestellt und durch Untersuchungen an anderen Fischarten (Lota u. a.) beleuchtet worden. Dort findet sich auch die Litteratur aufgeführt. An dem Ei von Proteus sind nach Behandlung mit Reagentien ebenfalls zwei Schichten zu unterscheiden, und an der äusseren ohne weiteres die Zusammensetzung aus einer Filar- und Interfilarsubstanz (Rabl[2]). Ähnliches berichten Iwakawa von Triton pyrrhogaster, W. Flemming von mittelreifen Eiern des Siredon. Von Echinodermen erwähnt dieselbe Erscheinung E. v. Beneden.

Die wichtigste und wohl auch ursprünglichste Lebenserscheinung des Eiprotoplasma ist die Assimilation, wodurch neue lebendige Teilchen, die selbst wieder die Fähigkeit haben, etwas zu assimilieren, erzeugt werden. Die Assimilation ist die einzige bekannte Art der Entstehung neuer lebendiger Substanz. Die äusserlich bemerkbare Vergrösserung der Zelle oder des Organismus nennen wir Wachstum. Das Ei besitzt die Fähigkeit der Assimilation im höchsten Grade. Was in seinen Bereich kommt, wird von ihm aufgenommen und in neue lebendige Substanz umgewandelt. Die Dotterkörperchen sind eiweissartiger Natur, wie R. Virchow[3]) zuerst zeigte, und durch Miescher[4]) weiss man, dass in ihnen Nucleïn in konzentriertester Form enthalten ist. Während der Entwickelung wird dasselbe allmählich gelöst, und nimmt in den neu organisierten Elementen mindestens das 10fache des früheren Volumens ein. Dieses Nucleïn scheint eine mindestens vierbasische Säure zu sein und zeichnet sich durch einen sehr hohen Phosphorgehalt aus. Nach den Erfahrungen am Lachsei ist der Dotter eine enorm konzentrierte Lösung von Eiweisskörpern und Fett.

Die Entdeckung des weiblichen Zeugungselementes hat lange auf sich warten lassen, obwohl die Eier niederer Wirbeltiere (der Fische und Frösche) dem Auge ebenso unmittelbar vorlagen wie die der Vögel. Nachdem Steno (1664) die Benennung Ovaria eingeführt hatte, wobei er von seinen Erfahrungen an Rochen und Haien ausging, behauptete de Graaf (1672)[5]), dass Eier in jedem Tier und auch in Säugetieren gefunden würden und zwar seien

[1]) Bambecke, Ch. van, Arch. de Biol. Tom. 4. 1883. — [2]) Rabl, Morphol. Jahrb. S. 307. 1885. — [3]) Virchow, R., Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 4. S. 236. — [4]) Miescher, Fr, Verhandl. d. naturf. Ges. in Basel. Bd. 4. 1874. — [5]) Regner de Graaf, De mulierum organis generationi inservientibus. Lugd. Bat. p. 1. 1672.

die Follikel die Eier, und die gelben Körper rührten von der Entleerung dieser Eier her. Nun vergingen 155 Jahre, bis das Ei im Eierstocke aufgefunden wurde. C. E. v. Baer (1827)[1] hat in seinem berühmt gewordenen Sendschreiben an die Petersburger Akademie den Beweis geführt, dass das Ei in den Follikeln des Eierstocks eingeschlossen sei, umschlossen von der aus zwei Lagen bestehenden „Theca folliculi". Das Keimbläschen, welches Purkinje (1825)[2] im Vogelei nachwies, fand Coste (1834) im Säugetierei und R. Wagner fügte die Entdeckung des Keimfleckes hinzu.

Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882 — Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893.

II. Reifung des Eies.

Kein Ei aus dem Eierstock ist, nach den heutigen Erfahrungen, für die Befruchtung brauchbar, wenn es auch alle Eigenschaften besitzt, also normale Grösse, Dotter, Keimbläschen und Keimfleck. Kurz, bevor es den Eierstock verlässt, oder bald nacher, muss das alte Keimbläschen des Eies völlig umgeändert werden und einen beträchtlichen Teil seiner Substanz verlieren. Die Umformung ist, so viel es scheint, eine ausnahmslos herrschende Regel. Der Prozess der Umbildung wird als Reifung des Eies bezeichnet. Das Keimbläschen rückt dabei aus der Mitte des Dotters allmählich an die Oberfläche empor, scheint zu schrumpfen, dann schwindet die Membran des Keimbläschens, dieses selbst wird undeutlich und zeigt sich im Dotter nur noch als ein unregelmässiger heller Fleck, in dessen Umgebung im Dotter strahlenförmig angeordnete feine Linien auftreten. Aus diesem hellen Fleck scheiden sich nacheinander unter den deutlichen Zeichen einer echten mitotischen Zellteilung erst ein (Fig. 4), dann ein zweiter heller Flecken aus. Jede dieser ausscheidenden Massen rückt an die Oberfläche des Dotters, und drängt dieselbe hügelartig empor (Fig. 8). Dieser Hügel schnürt sich darauf ab, und löst sich vom Dotter (Fig. 7). Derselbe Prozess kann sich bisweilen dreimal wiederholen. Der Dotter des Eies zieht sich dabei etwas zusammen, so dass zwischen ihm und der Eihülle ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum entstehen kann. Die ausgestossenen kleinen kugeligen Gebilde heissen Polkörperchen, auch Polzellen oder Richtungskörperchen (Fig. 7). Die Polkörperchen der Wirbeltiere sind im allgemeinen kugelige, häufig abgeplattete Gebilde, welche ihre zellige Natur durch Anwesenheit eines Kerns oder einer kernähnlichen zusammengeballten Chromosomengruppe deutlich erkennen lassen. Der Kern liegt

Fig. 4.
Tubenei der Maus mit Polkörperchen. Nach Sobotta.

[1]) Baer, C. E. v., De ovi mammalium et hominis epistolam. Lipsiae 1827. — [2]) Purkinje, Symbolae ad ovi avium hist. Vratisl. 1825.

in einer an Dotterelementen armen Protoplasmamasse. Besonders deutlich ist die zellige Natur der Polkörperchen bei den Säugern, namentlich bei der Maus, wo sie wirkliche Kerne haben. Bei Abschnürung einer jeden Polzelle entsteht eine mitotische Figur = Richtungsspindel. Die Polzellen lassen sich oft lange zwischen Dotter und Eihülle beobachten. Ihr endliches Schicksal ist unbekannt. Der im Dotter zurückgebliebene helle Fleck wandelt sich in einen Kern um, der nunmehr einen anderen Namen erhält und Eikern, besser weiblicher Vorkern, Pronucleus femininus genannt wird. So hat also, unter teilweiser Ausstossung des alten Kernes, das Ei einen neuen Kern erhalten, der nur mehr einen Teil der Substanz des früheren Keimbläschens enthält.

Weiblicher Vorkern.

Die Abstossung der Richtungskörperchen verläuft also nach Art einer echten mitotischen Teilung. Nachdem z. B. das Ei der Maus in die Tube getreten ist, zeigt sich an Stelle des exzentrischen Kerns eine Knäuelfigur, aus welcher sich dann eine Spindelfigur mit einer chromatischen Äquatorialplatte entwickelt. Die Achse dieser Spindel steht anfangs senkrecht zum Radius des Eies (Fig. 4). Die Chromosomen der Äquatorialplatte sind kurze, ziemlich dicke Stäbchen, ungefähr 12—15 an Zahl. Die Spindelfäden sind stark und deutlich. Centralkörperchen sind nicht wahrzunehmen. Später erfolgt eine Drehung der Spindelachse um 90° (Siehe Fig. 5). Nunmehr wird in der Achse des Radius das eine Polkörperchen abgestossen, nachdem vorher die Stufe der Metakinese durchlaufen war. Wird ein zweites Polkörperchen abgestossen, was bei der Maus selten ist, so wiederholen sich dieselben Vorgänge noch einmal. Die beiden Polkörperchen haben häufig verschiedene Grösse.

Fig. 5.
Tubenei der Maus nach Drehung des Polkörperchens. Nach Sobotta.

Einzelne wichtige Erscheinungen, welche diesen Reifungsprozess und die sogen. Spindelfigur (Fig. 4 u. 5) begleiten, können ihre volle Berücksichtigung erst später finden. An dieser Stelle sei lediglich darauf hingewiesen, dass sie ein ererbtes, uraltes Zeichen sind, das stets im Tier- und Pflanzenreich auftritt, sobald sich Änderungen einstellen, welche auf eine Vermehrung des Kerns abzielen.

Strahlungserscheinungen in dem Dotter sind feine Linien, welche die Austreibung der Polkörperchen begleiten. Sie deuten auf Umlagerungen in dem Protoplasma, wie bei der Furchung und der Zellteilung. Wir können dadurch die Grösse der Umänderungen ahnen, welche der Dotter des Eies bei der Ausstossung und Bildung der Polzellen in toto erfährt, wenn wir diese Radiensysteme auftauchen und verschwinden sehen. Aber darüber hinaus fehlen für weitere Schlüsse alle Anhalts-

punkte. Der Umstand, dass die nämliche Erscheinung bei den Pflanzen vorkommt, deutet die Wichtigkeit und das phylogenetische Alter an. — Über die Reifungserscheinungen war bis vor kurzer Zeit relativ wenig bekannt. Als das wichtigste darunter erschien die Umwandlung des Keimbläschens, des ursprünglichen Eikerns, obwohl darüber die Zweifel so gross waren, dass noch im Jahre 1870 die These verteidigt werden konnte, dass die Kerne der Furchungskugeln direkte Descendenten des Keimbläschens seien. Jetzt wissen wir, dass das Keimbläschen seine frühere Individualität verliert, sich umwandelt, ansehnliche Portionen unter Vorgängen der Mitose als Polkörperchen abstösst, und dass ein neues Gebilde an seine Stelle tritt.

Der weibliche Vorkern enthält einen Teil der Chromosome des zweiten Polkörperchens und zwar den centralen Teil derselben. Der Vorkern ist anfangs meist klein, wie der neugebildete Spermakern, oft aber von vornherein auch erheblich grösser. Der Eikern entbehrt im Gegensatz zum Spermakern eines Centrosoma.

Der Einblick in die Vorgänge der Reifung des Eies ist erst nach vielen Umwegen gewonnen worden. Diese Umwege gehören der Geschichte der Embryologie an, wie sie in den Monographien und einzelnen Abhandlungen der Forscher liegt. Schon seit Purkinje (1825) stritt man sich darüber, ob das Keimbläschen erhalten bleibe oder aufgelöst werde. Durch Bütschli[1]) ist der Streit in der Hauptsache entschieden worden. Er griff ein, als die Untersuchungen O. Hertwigs[2]) den Unterschied zwischen Keimbläschen, weiblichem und männlichem Vorkern und Furchungskern festgestellt hatten, und stellte die Beziehungen des sich umändernden Keimbläschens mit den Polkörperchen klar. Warum der seltsame Apparat der Polzellen für die Reifung des Eies notwendig ist, bleibt zur Zeit noch in Dunkel gehüllt. Mehrere Hypothesen sind darüber aufgestellt worden. Balfour, Minot[3]), E. v. Beneden, Kölliker[4]) u. a. sind der Ansicht, dass das unreife Ei wie jede andere Zelle ursprünglich hermaphroditisch, also ein Zwitterwesen sei, und durch die Entwickelung der Polkörperchen gleichsam den männlichen Anteil von der Befruchtung ausstossen müsse, damit die neue Befruchtung wirksam werden könne. Diese Ansicht hat viele Anhänger, obwohl sie wenig Bestechendes hat, denn sie mutet der Natur die Widersinnigkeit zu, alle Eier erst zu Zwitterwesen zu machen, um sie später durch einen komplizierten Prozess von dieser Doppelnatur zu befreien, aber sie durch die Befruchtung wieder zu Zwitterwesen zu stempeln. Dann aber setzt sie ferner voraus, dass die getrennte Sexualität aus dem hermaphroditischen Zustand sich entwickelt habe. Es ist aber noch durchaus nicht erwiesen, ob der Zwitterzustand auf der direkten Descendenzlinie zu den Wirbeltieren lag und nicht vielmehr eine spezialisierte Abart der Fortpflanzungsorgane darstellt.

Eine noch weitergehende Deutung der Ausstossung der Richtungskörperchen hat Weismann ersonnen. Das erste der Polkörperchen sollte (ovogenes) Nährplasma aus dem Kern entfernen, um der Entwickelung des

[1]) Bütschli, O., Abhandl. der Senkenbergischen naturf. Ges. Frankfurt a. M. 1876. 4°. Mit 15 Tafeln. — [2]) Hertwig, O., Morphol. Jahrb. Bd. 1 1876. Bd. 3. 1877. — [3]) Minot, Ch., Proceedings Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 19. 1877. — [4]) Kölliker, A., Anat. Anz. S. 332. 1887.

embryogenen Plasma nicht hinderlich zu sein. Die Ausstossung des zweiten Polkörperchens soll die Menge der Ahnenplasmen des Eies um die Hälfte reduzieren, damit das Sperma den entsprechenden Einfluss gewinnen könne. Bütschli vergleicht dagegen das Ei mit einer Samenmutterzelle. Wie diese vielen Samenfäden den Ursprung giebt, so soll auch das Ei einst die Fähigkeit besessen haben, sich in viele Eizellen zu teilen. Die Polkörperchen wären dann als rudimentäre Eier zu betrachten, und ihr Auftreten der Hinweis auf eine frühe stammesgeschichtliche Erscheinung. Noch einfacher und naheliegender wäre die Annahme eines beginnenden, aber verfrühten Furchungsprozesses, welcher erst durch die Befruchtung in die richtigen Bahnen gelenkt wird. Die Fähigkeit der Furchung ohne Anregung durch Sperma ist weitverbreitet. Auch das unbefruchtete Ei von Seesternen, Hechten, Vögeln und Säugern teilt sich, freilich ohne dass der Vorgang zu einer regulären Furchung führt. In einem Teil dieser Fälle sind sogar Kerne in den Teilstücken nachweisbar. Das Protoplasma des Eies, der sogenannte Dotter, ist eben eine lebendige Substanz, die nach weiterer Individualisierung strebt, die nicht ruhend gedacht werden darf, sondern sich in Bewegung befindet. Sie ist keine tote Masse, sondern belebt, und es kommt nur darauf an, ob dieses Leben gesteigert und in die richtigen Bahnen gelenkt wird durch die Befruchtung. Die Nachrichten über eine Furchung nach dem Austritt des Eies aus dem Eierstock lassen die Vermutung nicht als ungereimt erscheinen, dass die Polkörperchen als frühester Beginn einer Furchung aufzufassen sind.

Als Entdecker der Polkörperchen ist Carus zu nennen; er fand sie 1824 bei einer Schnecke, bei Wirbellosen sind sie dann von zahlreichen Beobachtern in weiter Verbreitung gefunden worden. Bei den Wirbeltieren sind sie auch sehr verbreitet. Die ersten sicheren Beobachtungen rühren von Th. L. W. Bischoff her, der sie beim Hund, Meerschweinchen und Reh auffand. Aus neuerer Zeit erstreckt sich der Nachweis dieser Erscheinung auf alle Klassen [1]).

III. Befruchtung.

Die Befruchtung besteht in der materiellen Vereinigung der Keimstoffe. Die Befruchtung des Eies geschieht also durch das Eindringen eines Spermafadens in das Innere des Dotters. Das Sperma enthält bei allen Tieren, sobald es befruchtungsfähig ist, die von der Histologie her bekannten Spermatozoën oder beweglichen Samenfäden. Sie bedingen die Zeugungskraft des Sperma, welche mit ihrem Fehlen verloren geht. Schon Prevost hat gezeigt, dass der Froschsame seine befruchtende Eigenschaft verliert, wenn seine Samenfäden abfiltriert werden. Durch die Feststellung der Thatsache, dass die Samenfäden nicht bloss mit dem befruchtenden Ei in Kontakt kommen, sondern sich durch die Dotterhaut in das Innere einbohren, wurde eine der wichtigsten Entdeckungen in der Geschichte des Erzeugens gemacht.

Um den ganzen Prozess richtig aufzufassen, sei aus dem Bau der Spermafäden an folgendes erinnert.

---

1) Beneden, E. van, und Julin, Ch., Observations sur la maturation, la fecondation etc. de l'œuf, chez les Cheiroptères. Arch. de Biol. Tom. 1 1880.

Die Spermafäden des Menschen lassen wie die so vieler Wirbeltiere und Wirbellosen einen „Kopf" und einen „Schwanz" unterscheiden. Der Kopf erscheint von der Fläche gesehen oval mit einem etwas verschmälerten Vorderende, das schalen- oder löffelförmig vertieft ist; er ist nicht eiförmig, sondern glatt, und die Zuschärfung, mit der schalenförmigen Vertiefung zusammenhängend, ist wohl zu erkennen. Der hintere verdickte Teil des Kopfes ist stärker lichtbrechend als der vordere. Ein Spiess, wie er bei den Spermafäden der Salamander nachgewiesen ist, fehlt denen des Menschen. Sperma-fäden.

Den Übergang vom Kopf zum Schwanz bildet das „Verbindungsstück des Schwanzes". Es besteht aus einer cylindrischen Partie von ungefähr derselben Länge wie der Kopf, ist verhältnismässig schmal und an der Oberfläche etwas körnig und rauh. Es haften hier die oft beschriebenen protoplasmatischen Fetzen oder Hauben.

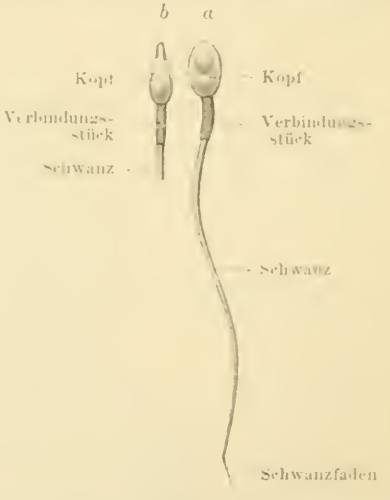


Fig. 6.
Spermafaden vom Menschen. 1200 mal vergr. Nach G. Retzius.
a von der Fläche. b von der Seite.

Der Schwanz oder das eigentliche Hauptstück des Schwanzes bildet einen langen cylindrischen sich etwas verjüngenden Faden, der mit dem Verbindungsstück mittelst einer queren Fuge verbunden ist. Am hinteren Ende ist durch einen Absatz deutlich ein feines Endstück angesetzt, welches das eigentliche Schwanzstück darstellt. Es tritt nicht immer deutlich hervor und oft scheint dieses „Endstück des Schwanzes" abzubrechen. Ob ein Spiralsaum an dem Schwanz vorkommt, wie an den Samenfäden von Salamandern und Tritonen, ist bis jetzt noch nicht festgestellt.

Es dringen viele Spermafäden durch die Zona pellucida. Man hat bis zu 60 gezählt bei dem Kaninchen (Fig. 7). Dass die Samenfäden, von denen 5 000 000 auf eine Kubiklinie gehen, trotz der seltsamen Form den physiologischen Wert von Zellen haben, ist durch ihre Entstehung festgestellt (Kölliker). Der Kopf enthält Chromatin, das in dem Kern der männlichen Geschlechtszelle enthalten war (Flemming), jedoch auch Spuren von Zellprotoplasma. — Es hat viel Diskussion veranlasst, ob die auffallende Form des Spermafadens mit der Vorstellung einer Zelle vereinbar sei. Man muss, nachdem seine physiologische Rolle mit der einer Zelle übereinstimmt, ebenso seine Herkunft,

1) Retzius, G., Biol. Untersuchungen. S. 73. 1881.

hinzufügen, dass der Spermafaden wie das Ei eine für die Fortpflanzung besonders organisierte Zelle sei, dafür bestimmt, in das Innere des weiblichen Eies einzudringen.

Der Bau des menschlichen Samenfadens wurde eben insoweit beschrieben, als zahlreiche und übereinstimmende Angaben genügende Sicherheit für die aufgeführten Merkmale gewähren. Noch viele andere Eigenschaften stehen in Frage, die sich aber nur dann richtig beurteilen lassen, wenn man sich an den Bau der Samenfäden des gefleckten Salamanders erinnert. Der Kopf ist bekanntlich bei diesen Urodelen ein langer und spitzer Strang von 0,1 mm; ein feiner „Spiess", den schon Czermak beschrieben hat und der manchmal noch mit einer Art von Widerhaken versehen ist, sitzt an dem Kopfende. Dieser Spiess besteht aus einer anderen Substanz als der Kopf. Von dem eben erwähnten Spiess ist noch niemals etwas an den Spermafäden des Menschen oder der Säuger gesehen worden. Eine andere Eigenschaft des Spermafadens des gefleckten Salamanders ist die am freien Rande „gefaltete

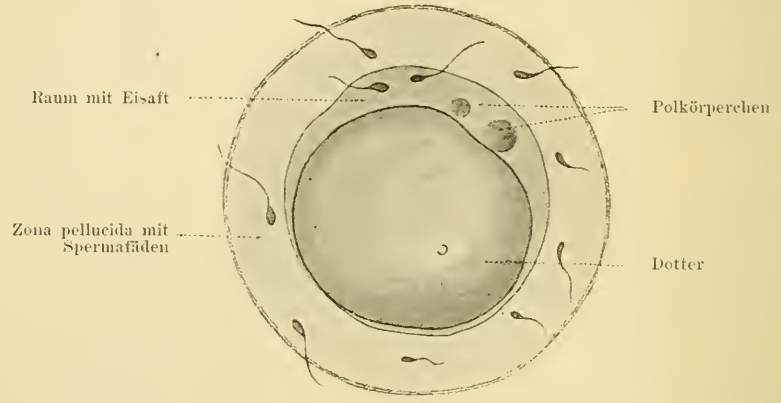


Fig. 7.
Eindringen der Spermafäden in das Kaninchenei. Aus dem Eileiter 14½ Stunden nach der Begattung. Der Dotter hat sich stark zurückgezogen. Zwischen ihm und der Zona pellucida „Eisaft".

Flossenmembran", welche längs des Schwanzes verläuft. Der freie Rand dieser merkwürdigen Membran besitzt eine zarte Verdickung, Randfaden (G. Retzius). Die Membran spielt bei den Bewegungen des Samenfadens eine hervorragende Rolle. Ihre Bewegung treibt ihn vorwärts. Nachdem die Spermatozoën der Säuger und des Menschen dieselbe vorwärtsbewegende Triebkraft besitzen, hat man mit Recht vermutet, es könnte an dem Hauptstück der höheren Tiere sich vielleicht eine ähnliche Flossenmembran finden. Von mehreren Forschern bestehen darüber schon Angaben (Gibbes 1880, Krause 1881)[1]), allein noch ist es nicht gelungen, die übrigen Forscher von der Existenz einer solchen Membran bei den Säugern und dem Menschen zu überzeugen. Aber auch ohne diese Zuthat steht ja der Erklärung der Bewegung des Samenfadens nicht die geringste Schwierigkeit im Wege. Der Schwanz des Samenfadens führt so energische Bewegungen aus, dass das

[1]) Gibbes, Quart. Journ. of micr. Sc. p. 487. 1879. p. 320. 1880. Krause, W., Biol. Centralbl. Bd. 1. S. 25. 1881—82.

Eindringen in das Ei stets gelingt; er ist wie eine Geissel zu betrachten, welche durch die in ihr aufgehäufte Spannkraft hin und herschlägt und den Kopf vorwärts treibt.

Von den vielen Samenfäden, welche von allen Seiten her in das Ei eindringen, gelangt, wie die neuesten Erfahrungen zeigen, unter normalen Umständen nur ein einziger in das Innere des Dotters. Diese Beobachtung ist auf das Überzeugendste an den Eiern der Seesterne und Seeigel festgestellt. Sie sind das klassische Objekt für diese schwierigen Untersuchungen. Nur ein Samenfaden gelangt ans Ziel. In der kurzen Zeit von 1—2 Sekunden ist der Kopf bis zur Hälfte der Schleimschicht vorgedrungen. Noch ehe er den Dotter berührt, hebt sich von diesem aus ein durchsichtiges Gebilde („Empfängnishügel") dem Kopfe des Samenfadens entgegen, spitzt sich immer mehr zu und bildet eine dünne, fadenförmige Spitze, bei der Maus einen Höcker (Fig. 8), welchen das Köpfchen des eindringenden Samenfadens erreicht. Dieses gleitet nun allmählich, dem entgegengestreckten Protoplasmafinger folgend, unter pendelnden Bewegungen des Schwanzes in den Dotter hinein. Der Schwanz des Samenfadens ist bald unbeweglich und knotig geworden; er scheint sich zu verkürzen, dann sieht man an seiner Stelle nur einen sehr zarten zugespitzten Kegel mit breiter Basis, der einige Minuten sichtbar bleibt, aber während dieser Zeit mannigfach in seinem Aussehen sich verändert. Bald nach dem Eindringen entzieht sich der Schwanzfaden, soweit er mit eingedrungen war, spurlos den Blicken, er wird wahrscheinlich im Eiplasma aufgelöst. Unterdessen ist der Kopf des Samenfadens tiefer in den Dotter gedrungen und erfährt sofort eine Reihe von Veränderungen. Aus dem Kopf bildet sich ein chromatischer Klumpen, der allmählich Kerngestalt annimmt und dann den männlichen Vorkern darstellt, aus dem Verbindungsstück bildet sich ein meist von einer dichten Strahlung umgebenes Centrosoma (Boveri). Alsbald erfolgt eine Drehung des Spermakopfes, so dass der Centralkörper nunmehr dem Eiinneren zugekehrt ist, ein Vorgang, der bereits bei mehreren Wirbeltieren in Übereinstimmung mit vielen Wirbellosen, nachgewiesen ist. — Nach dem Eindringen erfolgt die Bildung einer den

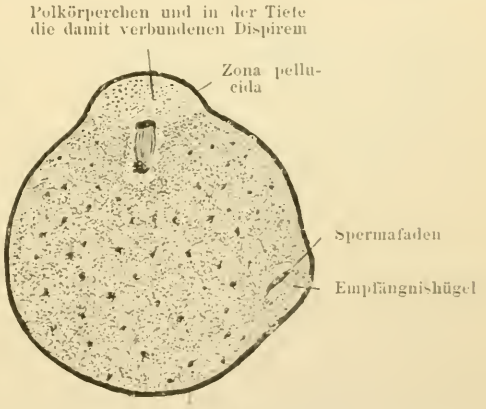


Fig. 8.
Ei mit dem Spermafaden aus dem Eileiter der Maus. Nach Sobotta.

Männlicher Vorkern.

Dotter gegen fernere Samenfäden abschliessenden Dotterhaut. Sobald der eine Samenfaden in die Tiefe gelangt ist, löst sich von der Stelle des Empfängnishügels aus eine helle Schichte mit doppelter Begrenzung von dem Dotter los, die sich rasch verdichtet und nun eine festere Grenzschichte, eine wahre Dotterhaut darstellt, die anfangs noch an der Eintrittsstelle des Samenfadens eine knotenförmige Vertiefung zeigt. Die Bildung dieser Dotterhaut geht so schnell vor sich, dass alle übrigen Samenfäden, welche, dem ersten folgend, sich in die Schleimschicht einbohren, die Thür geschlossen finden; sie können nur bis zu der neu entstandenen Dotterhaut gelangen, die ihnen einen wirksamen Widerstand entgegensetzt. In der Regel gelangt also nur ein Spermafaden in das Ei. Es können auch mehrere Samenfäden eindringen (Polyspermie). Solche Eier entwickeln sich dann oft in monströser und abnormer Weise. Polyspermie ist nach vielen Erfahrungen schädlich. Allein es giebt nach den vorliegenden Erfahrungen auch eine physiologische Polyspermie bei Wirbellosen und bei Wirbeltieren (Selachier und einige Amphibien[1]), wobei die Eier nicht pathologisch verändert werden. Es entstehen im Gegenteil mehrfache männliche Vorkerne, aber nur ein Spermakern tritt mit dem weiblichen Vorkern in nähere Beziehung, die anderen können dann keinerlei Einfluss mehr üben und werden schliesslich wohl unschädlich gemacht. Bei Säugern (Maus) findet normalerweise keine Polyspermie statt. Da die Geschlechter bei den Seesternen getrennt sind und etwa ebensoviel Weibchen als Männchen bei ihnen vorkommen, so ist es klar, dass von den in normaler Weise befruchteten und entwickelten Eiern die einen Männchen, die anderen Weibchen werden. Das Geschlecht des zukünftigen Embryos wird also in diesem Falle nicht durch die Zahl der Samentierchen bestimmt, die in das Ei treten.

Polyspermie.

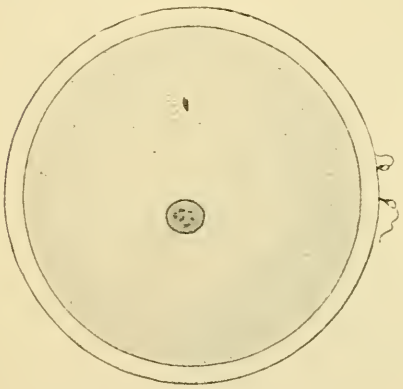


Fig. 9.
Ei eines Seeigels. Um den Kopf des eingedrungenen Spermafadens taucht ein Strahlenkranz auf. Nach Flemming.

Nach dem Eindringen des Samenfadens zeigt der Dotter lebhafte Bewegungen, wird höckerig und zieht sich von der Dotterhaut zurück. Bald nimmt der Dotter wieder Kugelgestalt an und wenige (4—5) Minuten scheint völlige Ruhe zu herrschen. Dann aber taucht an der Dotter-

[1]) Rückert, Anat. Anz. Bd. 7. 1892. Samassa, Arch. f. Entw.-Mechanik. 2. Bd. 1895.

peripherie ein kleines, längliches, von einem lichten Hof umgebenes Körperchen auf, von dem ein Strahlenkranz ausgeht. (Fig. 9.) Radiär gestellte Strahlen durchziehen den Dotter, die sich mehr und mehr verlängern. Der neue Kern verlässt nun seinen Platz und rückt nach dem Centrum des Dotters, in die Nähe des Eikerns. Anfangs langsam, dann schneller, nähert sich der „Spermakern" oder männliche Vorkern (Pronucleus masculinus) dem weiblichen. Sie stossen mit dem Rande aneinander, verschmelzen erst zu einem schuhsohlenförmigen, dann eiförmigen und endlich durchaus runden Fleck, zu einem einzigen Kern, dem Furchungskern (Figg. 10 und 11). In 10—15 Minuten nach der Befruchtung sind Eikern und Spermakern zur vollen Vereinigung gelangt. An diesem Furchungskern liegen zwei Sphären. Sie sind bei dem Seeigel und dem Amphioxus besonders gross. In ihrem Innern treten die Centrosomen hervor.

Früher stellte man sich den Akt der Befruchtung so vor, dass sich das Samenkörperchen im Dotter des Eies einfach auflöse, ohne irgend ein morphologisches Derivat zu hinterlassen. Jetzt wissen wir mit Sicherheit, dass wir es bei der Befruchtung nicht bloss mit einem chemisch-physiologischen, sondern vor allem auch mit einem morphologischen Vorgang zu thun haben, bei welchem sich die Umwandlungsprodukte des Eikerns mit ebensolchen des Spermafadens materiell verbinden.

Bei Würmern, Mollusken und Säugetieren hat man ganz dieselben Vorgänge mehr oder minder vollständig beobachtet und kann demnach jetzt wohl schon annehmen, dass sie sehr verbreitet sind und auch bei dem Menschen, bei der Befruchtung des Eies vorkommen. Die Phasen des Vorganges sind bei verschiedenen Tieren Abänderungen unterworfen in ihren Einzelheiten. Aber dies ändert nichts an der Sache selbst. Das Hauptgewicht liegt auf dem jetzt vollständig erbrachten Beweis, dass bei der Befruchtung der, von dem ursprünglichen Ei auf die angegebene Weise gelieferte Eikern, mit dem von dem Samenfaden ausgehenden Spermakern wirklich materiell verschmilzt, um ein einheitliches Ganzes darzustellen: das Ei mit dem Furchungskern. Alle vorausgegangenen Arten von Kernen werden also umgeformt und von der neu individualisierten, lebenskräftigen Zelle zu einem einheitlichen primitiven Organismus umgeändert, der von nun an die höchsten Zeichen von Energie für Stoffaufnahme, Assimilation und Vermehrung zum Ausdruck bringt. Was zurückbleibt, bildet den Ausgangspunkt der neuen Individualität. Dabei sei besonders folgendes betont: Von allen Teilen des Spermafadens spielt der Kopf bei dem Befruchtungsvorgang die wichtigste Rolle. Dieser Kopf entsteht aus der chromatischen Substanz des Kerns der bei der Samenbildung beteiligten Hodenzellen. Flemming[1]) hat dies endgültig für den Salamander festgestellt und man

[1]) Flemming, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 18. S. 151. 1880.

darf annehmen, dass in diesem Punkt ein gleichartiges Verhalten durch das ganze Tierreich besteht, worüber schon zahlreiche Belege beigebracht sind. Es ist sehr wichtig, die Thatsache von der Natur des Spermakopfes besonders zu betonen, weil viele Konsequenzen bezüglich der Vererbung daraus gezogen worden sind. Durch die bei der Befruchtung gefundenen Thatsachen sind alle jene Theorien ein- für allemal zu Grabe getragen, welche auf geheimnisvolle Ursachen, die bei der Zeugung in Wirksamkeit treten sollten, zurückführten. Der lebendige Bildungsstoff, das Keimplasma, ist der Träger der Eigenschaften, die sich von beiden Eltern auf den einen, neu entstehenden Nachkommen vererben.

An dem Ei der Maus persistieren die beiden Vorkerne eine Reihe von Stunden. Dann bildet sich in jedem Kern ein chromatischer Faden, dann zerfällt dieser Faden unter Schwund der Kernmembran in einzelne chromatische Schleifen. Um diese Zeit tritt der Centralkörper, das Centrosoma, auf, von einer deutlichen Strahlung umgeben. Das Centrosoma teilt sich nun in zwei und zwischen diesen beiden spannt sich eine kleine Centralspindel aus, die Grundlage der ersten Furchungsspindel. An diese legen sich von beiden Seiten die aus den Vorkernen entstandenen Schleifenpaare als Chromosomen an. Anfangs lassen sich die männlichen und weiblichen Schleifen durch ihre getrennten Lagen noch unterscheiden, später gelingt dies nicht mehr.

Fig. 10.
Furchungskern aus Ei- und Spermakern mit zwei Sphären als Mittelpunkte der Dotterstrahlung (Seeigel).

Bei der Maus findet gewöhnlich keine Verschmelzung der Vorkerne statt, ausnahmsweise erfolgt sie. Die Chromosomen, die aus den Kernen hervorgegangen sind, vereinigen sich aber, der übrige Verlauf ist dann, wie er oben geschildert wurde. Es besteht bei den Säugetieren und wahrscheinlich auch bei den Menschen eine Übereinstimmung der Befruchtungsvorgänge, nicht bloss mit denen anderer Wirbeltiere, sondern auch mit denen der Wirbellosen.

Die mitgeteilten Thatsachen sind Errungenschaften der letzten Zeit. Bis zum Jahre 1875 nahm man, von älteren Vermutungen abgesehen, gewöhnlich an, dass die Samenfäden in grösserer Zahl in den Einhalt eindringen und im Dotter sich auflösen sollten. O. Hertwig fand dann an den Eiern eines Seeigels, Toxopneustes lividus, eine Reihe der oben geschilderten Befruchtungserscheinungen, wie die Bildung des Eikerns und Spermakerns, die Verschmelzung beider, und die Befruchtung durch einen einzigen Samenfaden. Es folgten dann eine Reihe von Arbeiten[1]), welche die gewonnenen

[1]) Fol, H., Mém. Soc. phys. et d'hist. nat. Genève. 4°. 1879. Mark, E. L., Bull. Museum Comp. Zoology. Harvard College. Cambridge 1881. Kupffer und

Erfahrungen wesentlich erweiterten. Heute wissen wir, dass auch in anderen Stämmen des Tierreiches derselbe Vorgang in verwandter Weise stattfindet. Die Identität der Befruchtungsvorgänge im Tier- und im Pflanzenreich hat Strassburger bewiesen. Die heutige Befruchtungstheorie ruht also auf der durch direkten Augenschein bei vielen Tierstämmen erkannten Thatsache, dass ein Spermafaden in das Innere des Dotters dringt, das weibliche Ei also männlichen Keimstoff in sich aufnimmt. Wir dürfen auf dieses Ergebnis hin annehmen, dass sich der Vorgang in der nämlichen Weise auch bei dem Menschen abspiele.

Ob die Befruchtung überall auf der Vereinigung zweier geschlechtlich differenter Kerne beruhe, ist noch eine Frage der Diskussion[1]). Bei Ascaris megalocephala, einem Eingeweidewurm des Pferdes, spielt sich der Vorgang etwas anders ab. Die Befruchtung endigt mit der Vollendung des Spermakerns und eine Verschmelzung desselben mit dem Eikern findet nicht statt[2]). Das Wesen der Befruchtung liegt also bei dem Pferdespulwurm lediglich in dem Vorgange, durch welchen der bisher fremde Spermakern in einen Bestandteil des Eies umgewandelt wird. Die wohlkonstatierte Beobachtung der vollständigen Kopulation zweier geschlechtlich differenzierter Zellkerne bei den Seeigeln, selbst bei den Säugetieren, besitzt aber nach meiner Meinung ein grösseres Gewicht, weil erstens die weite Verbreitung der Kopulation nachgewiesen ist und weil die Ascariden ein allzu stark spezialisierter Seitenzweig der Würmer sind, als dass dieses ihr Verhalten unsere Vorstellung von dem Prozess bei den Säugern und dem Menschen beeinflussen dürfte. Bei Ascaris megalocephala lernen wir nur eine andere Variante des grossen Prinzipes kennen, das den Befruchtungsvorgang beherrscht.

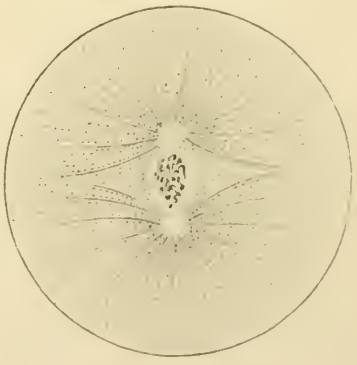


Fig. 11.
Furchungskern mit den zwei Sphären. Im Innern des Furchungskerns Chromosomen. (Seeigel.)

Nachdem durch das Studium des Befruchtungsvorganges festgestellt ist, dass es sich dabei, sowohl bei Pflanzen als Tieren, um eine Vereinigung eines männlichen Keimstoffes mit einem weiblichen Ei handelt, oder allgemein ausgedrückt, zweier verschiedener Keimstoffe, erklärt sich zunächst die Erfahrungsthatsache, dass der Nachkomme im allgemeinen ein Mittel der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften darstellt, wie dies besonders bei Bastarden in die Augen springt. War damit ein bedeutender Fortschritt errungen, so lag ein noch grösserer in der folgenden Entdeckung. Sie bestand darin, dass für die Befruchtung

Benecke, Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Königsberg. 1878. Beneden, E. v., hat bei den Säugetieren die Verschmelzung zweier Kerne beobachtet. — [1]) Carnoy, Revue la „Cellule". Tom. 2. Gand 1886. — [2]) Beneden, E. v., Bull. Acad. roy. Belg. 3. Sér. Tom. 14. 1887. Kultschitzky, N., Sitzungsber. der Berliner Akad Jan. 1888. Boveri, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 21. 1887. Zacharias, O., Arch f. mikroskop Anat. Bd. 30. 1887 ist anderer Ansicht und behauptet eine Verschmelzung gesehen zu haben, wie bei den Seesternen.

nur ein einziger Samenfaden verwendet werde. Über die Zukunft des neuen Individuums ist also im Moment der Aufnahme des Spermafadens in den Dotter entschieden, jedenfalls soweit der direkte Einfluss des väterlichen Keimstoffes in Betracht kommt. Dasselbe ist wohl auch der Moment für den Einfluss des weiblichen Keimstoffes. Bei dem Menschen erben die Kinder im allgemeinen gleichviel vom Vater wie von der Mutter. An die Substanz aber, aus welcher ein neugeborenes Kind, oder wenn es gestillt wird, einige Zeit nach der Geburt besteht, hat der Vater nur etwa den hundertbillionsten Teil, die Mutter alles Übrige geliefert. Dieses Faktum hat ein überwältigendes Gewicht für die Annahme, dass in der kleinen Menge von Idioplasma im Ei und im Samen die ganze Zukunft des Individuums gegeben sei, nicht allein das Mass der formbildenden, sondern auch der die Funktion beherrschenden Materie. Die Ähnlichkeit der Kinder mit den Eltern muss ausschliesslich materiell erklärt werden. Was aber bis jetzt über Bau der Eier und Samenfäden erkundet wurde, ist für die Aufklärung dieser Erscheinungen unendlich wenig. Eier und Samenfäden sind die grössten und feinsten Kunstwerke im ganzen Reiche der Organisation.

Der Vorgang der Befruchtung darf nicht ausschliesslich von der Erfahrung an dem Spermafaden und dem Ei beurteilt werden, so wie wir ihn eben erörtert. Denn ehe diese beiden spezifisch organisierten Zellen gebildet worden sind, schon unendlich lange vorher, gab es Vermehrung, Fortpflanzung. Mannigfaltigkeit des Verfahrens ist auch hier der Stempel, den die Schöpfung der lebenden Wesen trägt; allein immer wird doch das Prinzip der Befruchtung dasselbe sein, nämlich die materielle Vereinigung der Keimstoffe. Die Protisten, die einfachsten Formen der Lebewesen, zeigen zwar eine besondere Art der geschlechtlichen Zeugung, die Konjugation mit verschiedenen Abarten, aber das Prinzip, das durch diese Variante hindurchblickt, ist das nämliche. Es verschmelzen relativ grosse Massen, von denen kein Teil als männlich und keiner als weiblich bezeichnet werden kann[1]).

Was wir geschlechtliche Fortpflanzung nennen, ist also nicht die ursprüngliche Vermehrungsform der Lebewesen. Es giebt Vorstufen der mannigfaltigsten Art: es genügt auch oft nur eine gewöhnliche Zelle zur Fortpflanzung der Art (Sprossenbildung). Bei den niederen Wesen, bei denen kein Gegensatz von Geschlechtern ist und jedes Individuum also die Idee dieser Tierform ganz enthält, bedarf es nur der Reife, um zu zeugen. Fortpflanzung ist hier unmittelbar Wachstum über die Grenzen des Individuums hinaus. (C. E. v. Baer.)

IV. Ort der Befruchtung.

Ort der Befruchtung. Lebensdauer der Spermafäden. Ovulation. Menstruation. Wanderung des Eies durch die Tuben. Lebensdauer des unbefruchteten Eies. Corpus luteum.

a) Ort der Befruchtung und Schwangerschaftstheorien.

Ei und Samenfaden können sich bei dem Menschen nach den bei ihm und bei den Tieren vorliegenden Erfahrungen in dem Uterus, in

[1]) Bütschli, a. a. O. Stein, Organismus der Infusionstiere. Leipzig 1859 u. 1867.

den Eileitern oder schon auf der Oberfläche des Ovarialtrichters und des Eierstockes treffen. Für die zuletzt erwähnten Stellen des Zusammentreffens sprechen bei dem Menschen die Tubar-, die Eierstocks- und die Bauchhöhlenschwangerschaften eine deutliche Sprache. Bei den Schwangerschaften im Eierstock ist das Ei offenbar in dem geborstenen Graafschen Follikel sitzen geblieben, es wurde also nicht in den Eileiter entleert, die Spermafäden sind aber bis zu dem Ei in die Tiefe der Follikelhöhle von der Oberfläche des Tubentrichters her vorgedrungen[1]). Bauchhöhlenschwangerschaft kann, wie leicht ersichtlich, nur dann entstehen, wenn die Aufnahme des Eies durch den Tubentrichter nicht gelingt, und dasselbe statt in die Gebärmutter vielmehr in die Bauchhöhle gelangt. In solchem Falle geschieht die Befruchtung entweder sofort bei dem Austritt aus dem Eierstock, oder was ebenfalls denkbar ist, durch Spermafäden, welche selbst bis in die Bauchhöhle gelangt sind. Aus diesen Angaben geht so viel hervor, dass das Ei auf dem ganzen Wege von dem Eierstock bis in die Uterushöhle befruchtet werden kann.

Imprägnation.

Nach den Erfahrungen bei den Tieren geschieht die Befruchtung des Eies sogleich nach dem Austritt aus dem Ovarium, also auf dem Tubentrichter oder in dem Anfang der Tuben und wahrscheinlich ist dies auch bei dem Menschen der Fall. Von diesem Augenblick an, demjenigen der „Imprägnation", da die Samenelemente in das Ei eindringen und es befruchten, muss der Beginn der Entwickelung angenommen werden.

Bei vielen Bauchhöhlenschwangerschaften haben offenbar die Fimbrien ihre Aufgabe nicht erfüllt. Der Apparat der Überleitung, die Tuben, sind überhaupt für ihre Funktion mangelhaft organisiert. Dieser Mangel wird zwar durch die Beweglichkeit der Fimbrien etwas ausgeglichen, aber doch nicht völlig beseitigt. Die Fimbrien umgreifen die freie Fläche des Eierstockes. Nach Versuchen an Tieren gleiten sie auf der Oberfläche des Eileiters hin und her; schiebt man sie weg, so schlüpfen sie sofort wieder hinauf. Bei einer Selbstmörderin sah ich sie noch 24 Stunden nach dem Tod fest anliegend, ein Follikel schien unmittelbar vor dem Tod geborsten und das ausgetretene Blut hatte den Eileiter bis in den Uterus hinein gefüllt.

Dieses Verhalten erklärt zur Genüge, dass die Fimbrien, wenigstens in der Regel, so glücklich an dem Ovarium angelegt sind, dass das Ei in die Tube gelangt. — Welche Umstände es möglich machen, dass eine sogenannte äussere Überwanderung von Eiern aus dem einen Eierstock in die Tube der entgegengesetzten Seite stattfindet, wenn die Tube derselben Seite verschlossen ist, bleibt noch völlig unklar. Eine solche merkwürdige Wanderung kann auch bei normalem anatomischen Verhalten der Genitalien, soweit es

[1]) Mit der Schilderung der Befruchtung des Eies durch den Spermafaden sind wir einigen Ereignissen vorausgeeilt, die sich abspielen müssen, ehe es zu einer Befruchtung kommen kann, wie dem Austritt des Eies aus dem Graafschen Follikel, der sog. Ovulation und seiner Wanderung. Deshalb folgt nunmehr die Betrachtung der in der Überschrift erwähnten Erscheinungen.

sich nachweisen lässt, vorkommen [1]), während in anderen Fällen von Überwanderung stets erleichternde anatomische Varietäten vorhanden waren. Es giebt aber auch eine innere Überwanderung, d. h. von einem Uterushorn in das andere, wenn nur ein Ovarium bei Tieren Eier liefert und doch beide Uterushörner Junge enthalten. Solche innere Überwanderung ist bei Tieren: bei Füchsen, Hunden, bei Schafen und Meerschweinchen zu finden; bei Stein- und Edelmardern kommt die Überwanderung von Eiern von einem Uterushorn in das andere so häufig vor, dass sie beinahe die Regel zu sein scheint [2]). Nicht allgemein wird angenommen, dass die Eier des Menschen auch noch im Uterus befruchtet werden können. Das Ei ist z. B. nach His [3]) nicht in jeder beliebigen Strecke seiner Bahn vom Eierstocke zum Uterus hin befruchtungsfähig, sondern nur in deren Beginn. Das würde eine kurze Lebensdauer des aus dem Eierstock ausgetretenen Eies voraussetzen.

Die Samenfäden gelangen unter günstigen Umständen sehr schnell bis zu dem Ovarium. Leuckart und Bischoff fanden den Samen des Meerschweinchens schon 1/4 Stunde nach der Kopulation bis gegen die Mitte des Eileiters vorgedrungen. Menschliche Samenfäden bewegen sich

nach Henle . . . . . 2.7 mm weit per Minute,
„ Kramer . . . . . 2.2 „ „ „ „
„ Hensen . . . . . 1.2 „ „ „ „

Da die Tubenlänge des Menschen ca. 10—12 cm beträgt, so würden die Samenfäden in längstens 2 Stunden sie durchlaufen können. Dabei ist noch folgendes zu berücksichtigen: Die reifen Samenfäden sind im Vas deferens durchaus unbeweglich. Werden sie in eine verdünnte Lösung gebracht, so beginnt, wie in dem Vaginalschleim, ihre spiralige Bewegung und im ungünstigsten Falle gelangen sie binnen 10 Stunden zweifellos vom Os uteri externum bis zum Ovarium. Sie kriechen so lange, bis der Vorrat von Spannkraft, der in ihnen angehäuft liegt, und in Bewegung umgesetzt wird, erschöpft ist. Ihre Lebensdauer ist jedenfalls eine sehr lange im Vergleich mit anderen Zellen, welche von ihrem Stammesboden losgelöst sind. Wahrscheinlich werden sie sich auch durch Stoffaustausch ernähren und infolge von Nahrungsaufnahme durch Imbibition wie andere lebendige Zellen neue Vorräte von Spannkraft ansammeln.

b) Lebensdauer und Widerstandsfähigkeit des Samens.

Die Lebensdauer des Samens ausserhalb des Hodens kann eine sehr grosse sein. Ejakulierter Same hält sich bis zum Eintritt der Fäulnis, im Brütofen über 8 Tage am Leben. Fäulnis ist im weiblichen Organismus wohl ausgeschlossen. Aus dem Cervix uteri der

[1]) Conrad und Langhans (Tubenschwangerschaft. Überwanderung des Eies.) Arch. f. Gynäk. Bd. 9. 1876. — [2]) Bischoff, Th. L. W., Sitzungsber. d. Münch. Akad., math.-physik. Klasse. S. 44—45. 1863. — [3]) His, Anat. menschl. Embryonen. Bd. 2. 1882. Dagegen hat ein Gynäkologe neuerdings versucht, den Hauptsitz der Befruchtung in den Uterus zu verlegen. (Wyder, Arch. f. Gynäk. Bd. 28. 1886.)

lebenden Frau sind die Samenfäden häufig zur Beobachtung gekommen, und sie bewegten sich noch nach 5 Tagen, in einem Fall noch nach 9 Tagen, so dass wir ihnen doch schon eine ansehnliche Lebensdauer in den weiblichen Teilen zumessen dürfen[1]). Nach Mantegazza[2]) kann menschliches Sperma bis auf 47° erwärmt werden, ohne dass die Bewegung erlischt, bei 0° hört sie auf, aber noch nach 6 Tagen konnten einige bei dieser Kälte aufbewahrte Samenfäden wieder belebt werden. Einfrieren bei einer Temperatur von 15° hinderte die Wiederbelebung nicht.

Von Tieren haben wir Beispiele fast unbeschränkt langer Lebensdauer der Samenfäden im weiblichen Organismus. In dem Receptaculum seminis der Bienenkönigin kann das Sperma mindestens drei Jahre in befruchtungsfähigem Zustand verweilen. Bei den Fledermäusen[3]) hält sich das Sperma den ganzen Winter hindurch in befruchtungsfähigem Zustand im Uterus, die Begattung findet nämlich im Herbste statt und die Befruchtung der Eier im Frühling, weil erst dann das Weibchen Eier aus seinem Ovarium entlässt, also zu einer Zeit, in der reichliche Ernährung der Mutter und des Jungen gesichert ist. Dabei liegen die Spermafäden unbeweglich, bis die Zeit der Befruchtung herannaht. Das ist gleichzeitig ein interessanter Fall von Anpassung der Fortpflanzung an das Klima. — Das Huhn kann noch bis zum 18. Tage nach Entfernung des Hahns befruchtete Eier legen. Ein ähnliches Verhalten ist für den Menschen nicht unwahrscheinlich. Die Samenfäden gelangen ja nur aus dem männlichen Receptaculum seminis in das weibliche, wo sie in Temperatur, in der alkalischen Sekretion u. s. w. günstige Bedingungen für ihr Fortleben finden.

Diese Mitteilungen mussten vorausgehen, um die Bedeutung der Schwangerschaftstheorien abwägen zu können, welche den Zeitpunkt der Ovulation und Imprägnation aufklären sollen, um damit die Dauer der Schwangerschaft bestimmen zu können. Schwangerschaftstheorien.

Nachdem das menschliche Ei den Eierstock verlassen hat und befruchtet oder unbefruchtet in den Uterus gelangt ist, bleibt es in der Regel nahe der Uterinmündung der Tube liegen, und ruft als direkte Folge seiner Anwesenheit eine Schwellung der Schleimhaut hervor, und zwar die Decidua graviditatis, wenn es befruchtet ist: die Decidua menstrualis, wenn es unbefruchtet ist[4]). Wird in dem letzteren Falle dieses unbefruchtete Ei durch die in den Uterus gelangenden Spermatozoen befruchtet, dann bildet sich die Menstrual- zur Schwangerschafts-Decidua weiter. Das sind nach dem jetzigen Stand der Kenntnisse berechtigte Annahmen.

Die weitere Frage ist nun die nach der Zeit des Austrittes aus dem Ovarium und nach der Imprägnation mit Samen, denn davon hängt

[1]) Hensen, Physiologie der Zeugung. S. 95. — [2]) Mantegazza, P., Gaz. med. ital. Lombard. Nr. 34. 1866. — [3]) Fries, Zool. Anz. Nr. 66. 1880. — [4]) Diese letztere Annahme ist in dieser Form nicht ganz berechtigt, denn die Decidua menstrualis ist nicht in solch direkter Weise von dem Ei hervorgerufen. Allein im allgemeinen kann der Zusammenhang als konstatiert gelten.

die Dauer der Schwangerschaft und die Bestimmung des Geburtseintrittes ab. Bei jeder Menstruation wird bekanntlich nur ein Ei, bisweilen, wenn auch selten, mehrere abgestossen. Der Einfachheit der Erörterung wegen nehmen wir an, dass Samen stets in den Tuben vorhanden sei.

Eine Schwangerschaftstheorie stellt nun den Satz auf: das Ei der zuerst ausbleibenden Menstruation ist das befruchtete. Sie nimmt ferner an, dass der reife Eierstocksfollikel gewöhnlich vor der Menstrualblutung berste, dass also ein paar Tage vor der Blutung das Ei austrete, und befruchtet werde. Um dieselbe Zeit ist dann in dem Uterus die Decidua menstrualis entstanden, d. h. die Schleimhaut ist verdickt, gelockert, blutreich, und geht unter dem Reiz des befruchteten Eies sofort in die Decidua graviditatis über (Reichert[1]). Der ganze Prozess würde ausserordentlich einfach in folgender Weise ablaufen:

a) Ovulation,
b) Befruchtung durch die in der Regel schon vorhandenen Spermafäden,
c) Bildung der Decidua menstrualis, die sofort in die Decidua graviditatis übergeht.

Eine andere Theorie, die ältere, nimmt an, dass das vor der letzten Blutung ausgetretene Ei befruchtet werde. Das Ei bliebe nach dieser Auffassung in dem Eileiter und dann in dem Uterus längere Zeit unbefruchtet aufbewahrt bis zu der Ankunft der Samenfäden. Unterdessen ginge aber die für die letzten Menses gebildete Decidua menstrualis zu Grunde, und es müsste, sofern Befruchtung erfolgt, eine neue Decidua gebildet werden, um das Ei einzuhüllen: die Decidua graviditatis. Unter solchen Umständen gehörten zu dem regulären Ablauf der Fortpflanzung zwei aufeinander folgende Perioden, die eine lieferte das Ei und die Decidua menstrualis, die zweite besorgte nach der Befruchtung die Einkapselung in die Decidua graviditatis. Der ganze Prozess würde sich wie folgt abspielen:

a) Menstruation und damit Bildung einer Decidua menstrualis;
b) Ovulation aber zunächst keine Befruchtung;
c) Verschwinden der Decidua menstrualis, aber Zurückbleiben des Eies;
d) Befruchtung;
e) Herstellung der Decidua graviditatis.

In den Kreisen der Geburtshelfer war früher die erstere Schwangerschaftstheorie bevorzugt[2]). Es ist nämlich mit den Erfahrungen der Embryologie vereinbar, dass Samenfäden 18—20 Tage lang in dem Uterus erhalten bleiben und überdies fehlte die Schwierigkeit, dass wie bei der letzteren Schwangerschaftstheorie öffenbar eine Verschwendung organisierter Materie angenommen werden müsste, denn es würde nur ein Teil der Produkte verwendet. Von der ersten Periode wäre nämlich die gebildete Decidua menstrualis vollkommen überflüssig, von der letzten

[1]) Reichert, Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wiss. Berlin 1873. — [2]) Leopold, Arch. f. Gynäk. 1876. Bd. 10. 1876. S. 248.

das ausgetretene Ei. Zahlen, aus Beobachtungen an Neuvermählten zusammengestellt, ergeben nun, dass die Empfängnis in 81½% der Fälle in den ersten 14 Tagen nach Eintritt der letzen Menstruation erfolgte und in 86% in den ersten 10 Tagen nach dem Ende der letzten Menstruation[1]), mit anderen Worten: beide Schwangerschaftstheorien können neben einander bestehen. Es existiert kein völlig fester Zusammenhang zwischen Ovulation, Menstruation und Decidua graviditatis. Der Zeitpunkt, in welchem das Ei aus dem Ovarium austritt, ist nicht sicher bestimmbar. Die Erfahrungen von Th. L. W. Bischoff, J. Williams, Dalton, Leopold u. A. haben festgestellt, dass der Austritt um 2—3 Tage dem Beginn der Blutung vorausgeht, dass er aber auch im Verlaufe der Blutung eintreten kann. Der mögliche Termin des Eiaustrittes umfasste somit einen Zeitraum von nahezu einer Woche. Die operative Gynäkologie bringt freilich jetzt Beweise für die erstere Schwangerschaftstheorie. „Als Keim einer Schwangerschaft gilt ihr dasjenige Ei, das nach der Menstruation erst heranreifte". Der Uterus befinde sich in günstiger Vorbereitung und die Schwangerschaft schliesse sich unmittelbar an die Ausstossung und Entwickelung des Eies an. Die Lebensdauer der Samenfäden berechtige zu der Annahme, dass die Befruchtung noch tagelang nach einem Coitus zustande kommen könne, wenn sich das reife Ei präsentire (Strassmann).

Die neueste Statistik der Konzeptionen, welche als günstigste Zeit für die Befruchtung die ersten 14 Tage nach den Menses erkennen lässt, spricht für die erstere Schwangerschaftstheorie. Das Optimum für die Spermaaufnahme fällt in die Zeit nach den Menses, die eigentliche Vereinigung mit dem Ei aber in die spätere sogenannte antemenstruelle Phase. Eine wesentliche Unterstützung dieser Auffassung bildet der Befund über das Alter jüngster menschlicher Embryonen. Eine Differenz von 28 Tagen würde einen unverkennbaren Unterschied aufweisen.

c) Ovulation.

Ovulation heisst die Ausstossung des Eies aus dem Follikel des Eierstockes, Ovulationsperiode, die Zeitdauer, an welche diese Ausstossung geknüpft ist. Die physiologischen Ursachen der Ovulation, des Platzens der Follikel, sind offenbar sehr verwickelter Natur. Kongestion des Blutes nach dem Ovarium wie nach den Genitalien überhaupt, Vermehrung der Flüssigkeit in der Höhle der Follikel (des Liquor folliculi), endlich Muskelkontraktionen spielen dabei wohl eine Rolle, allein wie gross der Betrag jeder einzelnen dieser Bedingungen ist, das lässt sich nicht beurteilen. Die Kongestion des Blutes ist zweifellos sehr beträchtlich, wie

1) Hensen, Physiologie der Zeugung. S. 62 u. ff. Ferner P. Müller, Handbuch der Geburtshülfe, bearbeitet von Mehreren. Bd. 1. 2. Abschnitt von J. Veit, Physiologie. S. 137 u. ff.

schon daraus hervorgeht, dass die Ovarien zur Zeit der Ovulation beträchtlich schwellen, und zwar offenbar durch starke Füllung der Gefässe mit Blut. Der reife Follikel hat einen Durchmesser von 5 mm. Der Zustand der Ovarien in der Brunst und auch bei der Menstruation des Weibes ist am besten mit dem ersten Stadium einer akuten Entzündung vergleichbar, wo die Gefässe weit sind, und das Blut rasch strömt. Injektionen lassen hierüber nicht den geringsten Zweifel. Dass dabei der Eierstock auch saftreicher wird, zeigt die Zunahme des Liquor folliculi. Ovarien sind übrigens nach Alter und Konstitution sehr verschieden, bei gleichalterigen, kräftigen Mädchen gross, kräftig, prall gespannt, mit zahlreichen dem Platzen nahen Follikeln versehen, bei andern alle diese Eigenschaften nur mässig vorhanden. Dass die Eierstöcke in vierwöchentlicher Periode und zwar annähernd mit der Menstruation schwellen, hat sich direkt beobachten lassen. Sie schwollen 4 Tage lang, blieben 3 Tage stationär und schwollen wieder ab. Der Gedanke, dass endliches Sprengen des Follikels durch Kontraktion organischer Muskeln herbeigeführt werde, ist gewiss berechtigt. Diese Kontraktion braucht keine sehr gewaltsame zu sein, da die Wand des Follikels an der höchsten freiliegenden Stelle schon sehr verdünnt ist, Stigma, die Gefässe dort fehlen und überdies das Gewebe in einem weichen, durchtränkten Zustand sich befindet, wobei die interstitielle Flüssigkeit vermehrt ist. Also Turgescenz, Vermehrung des Inhaltes des einzelnen Follikels und die Zusammenziehung von Muskelfasern führen endlich die Sprengung des Follikels an den Ovarien bei den Menschen wie bei den Tieren herbei.

Die Blutung nach dem Austritt des Eies in den Follikel ist bei dem Menschen nicht konstant, wenn vorhanden, meist gering, oft aber auch erheblich. Stark und nahezu konstant ist dieselbe beim Schwein und bei der Stute; bei Wiederkäuern und Fleischfressern ist die Blutung, wenn vorhanden, gering. Bei der Maus ist eine solche in der Hälfte der Fälle vorhanden, also nicht konstant, ebenso wenig bei andern Nagern. Beim Reh und Hirsch scheint Blutung häufig zu sein (Bonnet, Sobotta).

Einen Schnitt durch den Eierstock einer 19jährigen Selbstmörderin stellt Fig. 12 dar, welche 8 Tage nach der Menstruation starb. Der geplatzte Follikel enthält einen Bluterguss, der schon vor dem Tode entstanden ist, wie aus dem breiten Rand des Granulationsgewebes hervorgeht, das sich bereits zwischen der Follikelwand und dem Rand des Blutergusses gebildet hat.

Dieses Granulationsgewebe entsteht im Zusammenhang mit der Wand des Graafschen Follikels, an der seit C. E. v. Baer drei Schichten unterschieden werden (Fig. 13): 1. Membrana granulosa, das Follikelepithel, das auch heute noch diesen Namen führt;

2. die Theca folliculi interna, zellenreich, mit jugendlichen, grossen Bindegewebszellen, an beiden Enden verjüngt, und bei der Maus mit Fett beladen, die Kerne rund, zum Teil in Mitose begriffen; 3. die Theca folliculi externa (Fig. 13), welche aus Bindegewebszellen und Bindegewebsfasern besteht, und den Eindruck einer widerstandsfähigen Membran macht.

Das Granulationsgewebe, anfangs nur eine dünne Schichte, vermehrt sich und stellt endlich, den ganzen Raum des so entleerten Follikels ausfüllend, das Corpus luteum her. Die Ansichten über die Herstellung dieses seltsamen Narbengewebes sind noch sehr verschieden. Kontinuierliche Beobachtung des Vorganges bei der Maus lehrt folgendes:

Das Ei wird mit Discuszellen entleert, die ihm unmittelbar anhängen. Die ganze übrige Menge der Granulosa bleibt in dem geplatzten Follikel zurück und wird erhalten. Granulosazellen verschliessen bald die Rissstelle, und werden dann in toto hypertrophisch. Sie erhalten eine Grösse von 40 μ, nehmen also um das 8—10fache an Grösse zu. Die Zellen der inneren Thecaschichte wuchern unterdessen und liefern feine, radiäre Bindegewebszüge, welche das Epithel (die Granulosa) durchsetzen. Gleichzeitig treten Wanderzellen auf, welche zwischen den Granulosazellen hindurchwandern, und bald in grosser Menge in dem Blutcoagulum auftauchen. Namentlich ist wohl ein dasselbe umgebendes Netz auf die Thätigkeit der Wanderzellen zurückzuführen.

Fig. 12.
Eierstock einer 19jährigen Selbstmörderin, 8 Tage nach der Menstruation. Frisches Corpus luteum. Nat. Grösse.

Die radiären Bindegewebszüge vergrössern sich, ihre Zellen vermehren sich auf mitotischem Wege, es bilden sich quer verlaufende feine Bündel und miteinander anastomosierende Zellen. Mit diesem zahlreichen Bindegewebe treten auch Gefässe auf. Bei der Maus sind in 40—50 Stunden die Bindegewebszüge schon bedeutend entwickelt; in 60—70 Stunden sind nach dem Platzen des Follikels die Granulosazellen um das Zehnfache vergrössert, und so das Corpus luteum überaus schnell hergestellt, sei es, dass eine Blutung vorher stattgefunden, oder dass sie fehlte. Jeder Follikel, der platzt, bildet ein echtes Corpus luteum, ob Befruchtung stattfand, oder nicht, und es setzt sich zusammen aus den stark hypertrophierten Granulosazellen, die später fettig degenerieren, aus Bindegewebe, das aus der innern Thecaschicht des

Graafschen Follikels hervorgeht, und aus Leukocyten und Gefässen. Die grossen Granulosazellen färben sich oft gelblich (Luteinzellen Waldeyer). Sie haben verschiedene Deutung erfahren: besonders wurden sie von dem Bindegewebe abgeleitet. Allein sie stammen von den Granulosazellen, welche in einer bestimmten Weise differenziert keine Rückkehr zu mesodermalen Eigenschaften aufweisen, obwohl sie mesodermaler Abkunft sind. Denn die Follikelzellen der Ovarien, wie die Zellen der Samenkanälchen des Hodens stammen von mesodermalen Zellen der Keimdrüse, wie sich später zeigen wird. Für die Differenzierung überhaupt und das zähe Festhalten der erworbenen Qualitäten ist die verschiedene Natur der mesodermalen Zellen des Follikels von ansehnlichem Interesse.

Der Akt des Platzens der Follikel wiederholt sich vom Beginn der Geschlechtsreife des Weibes bis zur Involutionsperiode, in welcher die Menstruation und, wahrscheinlich gleichzeitig, die Ovulation aufhört.

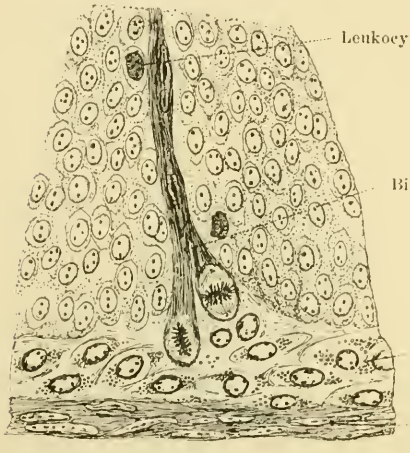


Fig. 13.
Corpus luteum, Maus, 5—7 Stunden alt. 100 mal vergr. Mit dem Bindegewebe. Nach Sobotta, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 47. 1886.

Der Gedanke, dass auch der Mensch bei seinem Auftreten und noch lange Zeit nachher einer bestimmten Paarungszeit unterworfen gewesen sei, ist auf Grund religiöser Mysterien schon oft aufgetaucht. Hill[1]) hat aus den Geburtstabellen Indiens einen Grund mehr für die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme herausgefunden. Das Minimum der Geburten fällt dort in den Juni, das Maximum in den September; die Zahlen deuten auf ein Maximum der Konzeptionen im Dezember und auf ein Minimum im September. Mit dem letzteren Monat fällt das Ende der langen und drückenden, heissen Zeit zusammen, wobei auch die Malaria den höchsten Grad ihrer Ansteckungsfähigkeit erhält, die Nahrungsmittel fast aufgezehrt sind, überhaupt die Vitalität und Energie der Menschen bis auf den Nullpunkt herabgesunken ist. Im Dezember ist nicht nur der Gesundheitszustand im Lande günstig, sondern die Nahrung ist eingeheimst, billig und im Überfluss vorhanden. Vielleicht herrscht in Indien unter den armen Klassen noch eine schwache Erinnerung an die prähistorische jährliche Paarungszeit. Allein sie ist nicht, wie in Europa, an den Frühling gebunden, sondern folgt dort den günstigen Bedingungen der Nahrungszufuhr.

[1]) Hill, Journ. Anthr. Inst. Vol. 18. p. 93. London 1888.

Die Ovulation erfolgt bei dem Menschen und bei einer Reihe von Tieren unabhängig von der Begattung. Bischoff[1]) hat diesen Nachweis vollkommen geführt und gezeigt, 1. dass die Anwesenheit von Sperma in den weiblichen Genitalien für die Ovulation gleichgültig ist; 2. dass die Brunst es ist, welche den Zeitpunkt der Reife und die Ausstossung der Eier markiert, nicht aber die Begattung. Allein ob dies für alle Umstände Geltung haben darf, ist nicht unbedingt zu entscheiden. Mannigfaltigkeit ist auch hier überall ein deutliches Zeichen bei den Vorgängen in der Natur. Unter den Pflanzen entwickeln die Orchideen ihr Eichen erst, nachdem der Pollen in die Narbe eingedrungen ist. In Bezug auf Frösche und Kröten giebt schon Spallanzani[2]) an, dass die Eier sich aus den Ovarien nur entleeren, wenn das Weibchen vom Männchen gefasst ist und Coste[3]) berichtet, dass sich bei isolierten Katzen die Periode der Brunst zu verlängern pflegt, wobei die Tiere sehr herunterkommen.

Zu einer Angorakatze, die nach vierzigtägiger Brunst dem Untergang nahe schien, setzte er eine Nacht den Kater, worauf alle Symptome sich sogleich verloren und das Tier trächtig wurde. Mehrere solcher Beobachtungen wären wünschenswert, obwohl schon viel experimentiert wurde, namentlich mit Kaninchen. Es ergiebt sich, dass die Eier in der grossen Mehrzahl der Fälle 9—10 Stunden post coitum austreten (Coste, Reichert, E. van Beneden, Hensen). Es ist daraus ersichtlich, dass die Kopulation den Eintritt der Ovulation zu beschleunigen vermag, ohne ihn doch augenblicklich hervorzurufen. Es ist die Ansicht erfahrener Gynäkologen, dass, wie bei den Tieren, so auch bei dem Menschen durch die Begattung eine Beschleunigung des normalen Prozesses der Ovulation wenigstens bisweilen herbeigeführt werde.

Die Menstruation (die Menses, die Regeln, die monatliche Reinigung, Periode, Katamenien von menn = Monat, in der Heilkunde das Monatliche u. s. w.). bezeichnet die periodisch auftretende blutige Ausscheidung aus den weiblichen Geschlechtsorganen des mannbaren Weibes. In regelmässigen Pausen erfolgt bekanntlich während des geschlechtsreifen Alters eine Blutung von mässig langer Dauer und nicht stets gleicher Intensität, die mit den Fortpflanzungsvorgängen in schon frühzeitig erkanntem, wenn auch noch nicht ganz aufgeklärtem Zusammenhange steht. Hier soll die Erscheinung soweit erwähnt werden, als sie engere Beziehungen mit der Ovulation aufweist. Die periodischen Blutwallungen laufen in der Regel in etwa vierwöchentlichen Zeiträumen ab. Auf der Höhe der Kongestion erfolgt die Ruptur eines sprungfertigen Graaf'schen Follikels, das Ei tritt aus, und geht, wenn kein befruchtendes Sperma zu ihm gelangt, steril zu Grunde. Die Uterusschleimhaut verfällt alsdann der Verfettung und wird unter Blutung exfoliiert. Wird

Menstruation.

1) Bischoff, Th. L. W., Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung. Giessen 1844. — 2) Spallanzani, Versuche über die Erzeugung der Tiere und Pflanzen. Deutsch von Michaelis. S. 46. Leipzig 1786. — 3) Coste, Histoire du développement. Tom. 2. p. 84. Paris 1859. Mit Atlas in Folio.

aber das Ei befruchtet, so übt seine Entwickelung einen so gewaltigen Reiz auf die inneren Geschlechtsorgane, dass die Uterusschleimhaut nicht abgestossen wird.

Die mittlere Länge der „Periode" wird zu 28 Tagen angenommen, obwohl Schwankungen zwischen 24 und 34 Tagen vorkommen können. Die jungfräuliche Schleimhaut, während dieser Zeit etwas über 1 mm dick, beginnt vor Eintritt der blutigen Ausscheidung zu wuchern. Die Drüsenschläuche werden länger und weiter, die Bindesubstanz, die Trägerin der Drüsen und Gefässe, nimmt zu, und das Ganze erreicht eine Dicke von 5—7 mm in dem Uteruskörper. Der Uterushals und die Scheide machen keine solchen Änderungen durch, dagegen nehmen die Tuben an der Schwellung teil[1]): die Haargefässe ebenfalls, und wenn der Höhepunkt erreicht ist, kommt es zu einer Extravasation von Blut aus den Kapillaren in das Gewebe der Schleimhaut und auf die Oberfläche. Die Menge des austretenden Blutes soll zwischen 100—200 g schwanken. Unter diesem Ausfluss sind auch Gewebstrümmer: Drüsenelemente, Epithelzellen des Uteruskörpers, Stützsubstanzreste und Sekret der Uterindrüsen. Der Ausfluss zersetzt sich dadurch schon intra vaginam, wird riechend, was Anlass gab, in ihm eine Art von giftigem Stoff zu sehen, von welchem sich das Weib reinigt. Nach dem Austritt des Blutes beginnt ein Gewebszerfall in der geschwellten Schleimhaut des Uteruskörpers, wobei dieselbe entweder kleine nur mit dem Mikroskop nachweisbare Fetzen verliert oder zuweilen als Ganzes entfernt wird: der höchste Grad menstrueller Abstossung (Dysmenorrhoea membranacea). Diese Schleimhaut fällt also bei der gewöhnlichen Menstruation in höherem oder geringerem Grade der Vernichtung anheim, und daher rührt auch ihre Bezeichnung als Membrana decidua menstrualis, als hinfällige Haut der monatlichen Reinigung.

Die Blutung ist nach dem eben gesagten das äussere Zeichen eines inneren Vorganges, der längere Zeit bis zu seinem endlichen Ablauf braucht. Der ganze Verlauf braucht mehrere Tage. Denn die Menstruation beginnt für uns wahrnehmbar mit dem Abfluss, der während dreier Tage blutig gefärbt ist, später farblos wird und endlich aufhört. Dabei schwillt die Uterinschleimhaut ab, das Epithel regeneriert sich und zwar, wie es scheint, von den intakten Gebieten der Mukosa und von den Drüsenschläuchen aus, dann kehrt die Schleimhaut des Uteruskörpers bis zu einer geringeren Dicke, die fortan 2—3 mm beträgt, zurück. Am 9.—10. Tage etwa ist die neue Schleimhaut fertig, bis zum 18. Tage verharrt sie in dem normalen Zustande, um alsdann wieder von neuem die Deciduabildung zu beginnen[2]). Die Zeit

[1]) Henning, Arch. f. Heilkunde. Bd. 18. S. 418. 1877. — [2]) Die Vorgänge bei der Menstruation sind schon lange der Gegenstand der Forschung und wir besitzen Kunde über alle Phasen durch ältere und jetzt auch durch neuere mit aller Technik der mikroskopischen Forschung ausgeführte Arbeiten. Ältere Arbeiten: Pouchet, Bischoff, R. Virchow, aus neuerer Zeit jene von Reichert, Verhandl. d. Berliner Akad., S. 1, 1874, Kundrat und Engelmann in Strickers med. Jahrb. S. 135. 1873, und Leopold, Arch. f. Gynäk. Bd. 11. 1877. Strassmann, Arch. f. Gynäk.

zwischen den beiden Blutungen nennt man auch die intermenstruelle Zeit oder die „Pause". Die von Pflüger aufgestellte Theorie über die Ursache der Menstruation verlegt den Schwerpunkt in die Thätigkeit sympathischer Nerven. Das fortwährende Wachsen der Eier im Ovarium führt zur Schwellung des ganzen Organes. Durch die Ausdehnung der Albuginea kommt es zu einer Reizung der Nerven. Auf einer bestimmten Höhe des Reizes erfolgt der reflektorische Ausschlag als gewaltige Blutkongestion zu den Genitalien, und diese bewirkt Blutung und Platzen des Follikels[1]). Diese Theorie ist in der letzten Zeit wesentlich gefestigt worden durch experimentelle Untersuchungen. Erhöhung des intraovariellen Druckes durch Einspritzen von Flüssigkeiten in den Eierstock der Hündin ruft Hyperämie der Scheide, Erektion der Clitoris, vermehrte Schleim- und Blutabsonderung an den Genitalien hervor (Strassmann). — In regelmässigen Phasen reift ein Ei heran und abhängig davon entwickelt sich im Uterus die zur Aufnahme und Ernährung bestimmte antemenstruelle Schleimhaut. Das austretende Ei wird an dem Tubentrichter befruchtet und die Weiterentwickelung der Uterusschleimhaut liefert die Decidua graviditatis. Die Menstruation bleibt aus, es ist Schwangerschaft eingetreten. Tritt keine Befruchtung ein (bei Untergang des Eies im Follikel), so geht die zu seiner Aufnahme bestimmte Schleimhaut zu Grunde, die uterine Blutung beginnt. Der Körper des Weibes trifft alle Vorbereitungen zum Empfang des befruchteten Eies von dem Uterus. Findet aber keine Befruchtung statt, dann geht das unbefruchtete Ei zu Grunde und mit ihm die hyperämische und geschwellte Schleimhaut. Mit der Menstruation wird im Haushalt wieder das Gleichgewicht hergestellt, das durch die Reifung des Follikels gestört wurde.

d) Loslösung des Eies vom Eierstock. Wanderung durch die Tuben.

Die Entleerung der Eier aus dem Eierstock geschieht in der Regel periodisch, es ist dies die Ovulationsperiode. Sie ist im allgemeinen von den Jahreszeiten abhängig, nur der Mensch und einige domestizierte Tiere haben diese Abhängigkeit überwunden. Der Prozess verläuft sehr häufig mit geschlechtlicher Erregung, also nervösen und kongestiven Erscheinungen, aber die Kongestion kann auch von der nervösen Aufregung getrennt sein. Es ist noch nicht direkt beobachtet worden, wie der Follikel an dem menschlichen Ovarium platzt, aber es können kaum Zweifel bestehen, denn an seiner freien Oberfläche findet sich ein lappiger Einriss. Bei Kaninchen lässt sich der Prozess bei dem ganz reifen Follikel künstlich erzeugen[2]). Es genügt ein schwacher Druck, um die Follikel zu sprengen: dann tritt zunächst ein ziemlich klarer Flüssigkeitstropfen heraus, es folgen trübe Zellenmassen und von

Bd. 25. 1896; dort findet sich die reiche Litteratur über diese Fragen. Über die Menstruation als Zeichen der Reife des Weibes, über die Zeit des Eintritts in den verschiedenen Klimaten, bei den verschiedenen Rassen, Gebräuche bei dem Eintritt der Menstruation siehe: H. Ploss, Das Weib in der Natur- und Völkerkunde. Leipzig 1885. Eine vollständige Zusammenstellung der dieses ganze Kapitel betreffenden Litteratur siehe bei J. Veit und P. Müller, Handbuch der Geburtshilfe, bearbeitet von Mehreren. 1. Bd. S. 137 u. ff. Stuttgart 1888. — [1]) Pflüger, Untersuchungen a. d. phys. Laboratorium zu Bonn. 1863. — [2]) Hensen, Zeitschr. f. Anat. und Entwickelungsgesch. 1. Bd. S. 221. 1876.

ihnen umhüllt, das Ei. Diese letztere Masse ist von schleimiger Konsistenz und daher klebrig genug, um an der Rissöffnung, an der Oberfläche des Ovariums oder an den Fimbrien hängen zu bleiben, so dass das Ei nicht tiefer in den Bauchraum gelangt. Wie die seltenen Bauchhöhlenschwangerschaften (bei Tier und Mensch) beweisen, kann dieser Fall sich aber doch ereignen.

Das ausgetretene Ei soll in die Tuben treten, und zwar durch das lappige aus den sog. Fimbrien bestehende innere Ende der Tuben (Pavillon) in den Tubenkanal gelangen. Von Bedeutung ist zweifellos hierfür das Flimmerepithel und Muskelzüge, welche sich in den Fimbrien befinden, aber der ganze Mechanismus ist trotz vieler interessanter Beobachtungen[1]) noch nicht genügend aufgeklärt. Das Ei durchsetzt die Tube bei den darauf untersuchten Tieren in 3—5 Tagen; vom Hunde werden 8 Tage angegeben. Bei dem Menschen kennt man die Zeit noch nicht, aber die bei der Menstruation erwähnten Zahlen lassen doch annehmen, dass das Ei mehrere Tage braucht bis es den Weg vom Eierstock zu dem Uterus zurücklegt. Doch darf die Zeit von acht Tagen nicht überschritten werden. Denn das uterine Ende der Tube misst nur 2—3 mm im Querdurchmesser und das Ei erlangt in der zweiten Woche bereits einen Durchmesser von 3—6 mm. Die Wimperzellen rufen eine, diese Wanderung begünstigende, von dem Ostium abdominale zu dem Ostium uterinum hinlaufende Fortbewegung der Eichen hervor.

Hyrtl[2]) fand im uterinen Ende der linken Tube ein Eichen mit allen seinen charakteristischen Eigenschaften bei der Sektion eines am vierten Tage der Menstruation verstorbenen Mädchens und W. Benham das unbefruchtete Ei sogar in der gewulsteten Uterusschleimhaut fest eingegraben, etwa 3 cm oberhalb des inneren Muttermundes!

Aus diesen Erfahrungen lässt sich schon einiges entnehmen über die Lebensdauer des unbefruchteten Eies. Man darf für die Eier des Weibes nach dem Austritt aus dem Follikel jedenfalls eine Lebensdauer von einigen Tagen annehmen. Solange werden sie in den Tuben und in dem Uterus befruchtungsfähig bleiben. Weitere Beobachtungen existieren hierüber nicht.

[1]) Pflüger, Arch. f. Anat. und Phys. S. 30. 1859, und Kehrer, Zeitschr. f. rationelle Med. Bd. 20. S. 37. 1860. — [2]) Hyrtl, Henle u. Pfeuffers Zeitschr. f. rationelle Med. Neue Folge. Bd. 4. 1854. S. 155: Artikel von Th. L. W. Bischoff.

II. Teil.

Keimesgeschichte, Blastogenie.

Die Keimesgeschichte beschreibt die Entstehung der Körperform und die Entwickelung der Gewebe. Die ersten Vorgänge, welche nach erfolgter Befruchtung eintreten, sind mit Ausnahme der Protisten im ganzen Tierreich wesentlich dieselben und bestehen in der sogenannten Eifurchung. Bald ordnen sich dann die Furchungszellen zu den primären Keimblättern. Sie sind der Ausgangspunkt für die Gestaltung des Tierkörpers.

I. Furchung, Segmentatio.

Äussere Furchungserscheinungen. Innere Furchungserscheinungen. Mitosis und Amitosis. Regeneration.

Furchung heisst der im Tier- und Pflanzenreich weitverbreitete Prozess, der die Eizelle in mehrere kleinere Zellen, aus den in ihr liegenden inneren Kräften, teilt. In einer ausserordentlich grossen Zahl von Fällen bei Wirbellosen und Wirbeltieren geschieht dies nach einer ganz bestimmten Regel. Der Protoplasmaleib trennt sich mitsamt dem Kern erst in zwei, dann vier, acht u. s. f. kleinere Ballen, Blastomeren. Der Furchungskern teilt sich ebenfalls und zwar so, dass jede Furchungskugel einen neuen Kern erhält. Die neuen auf solche Weise entstandenen Blastomeren, Figg. 15 und 16, werden durch Teilung immer kleiner und heissen dann Embryonalzellen, da sich der Embryo aus ihnen aufbaut. Das endliche Resultat dieses Furchungsprozesses ist zunächst die Bildung eines Zellhaufens, der im Inneren der Eihülle zusammengeballt liegt. Die Oberfläche der zu äusserst liegenden Embryonalzellen überragt kugelartig die tieferliegenden, wodurch eine entfernte Ähnlichkeit mit einer Maulbeere entsteht (Fig. 17). Diese

Entwickelungsstufe des Keimes wird deshalb die Maulbeerform des Keimes genannt. (Morulastadium, Haeckel.)

Im allgemeinen morphologischen Sinne ist jede Furchungskugel einer kernhaltigen Zelle des reifen Organismus gleichwertig und unterscheidet sich von einer gewöhnlichen Zelle nur in der Grösse und in dem gewöhnlich, aber nicht ausnahmslos vorhandenen Reichtum an körnigem Inhalt. Allein physiologisch betrachtet ist der Unterschied sehr beträchtlich. In dem reifen Organismus ist jede Zelle funktionell spezialisiert, sie ist Nervenzelle, oder Drüsenzelle, oder Epidermiszelle u. s. w.; die Furchungszellen enthalten dagegen noch kollektiv die zahlreichen Kräfte, welche sich erst während der weiteren Entwickelung entfalten und in neuen Zellen von anderer Form und verschiedenem Inhalt, also differenziert, wirksam werden.

In jeder Furchungskugel steckt die Zukunft zahlloser Generationen von Körperzellen, welche trotz aller Verschiedenheit in Form und Grösse

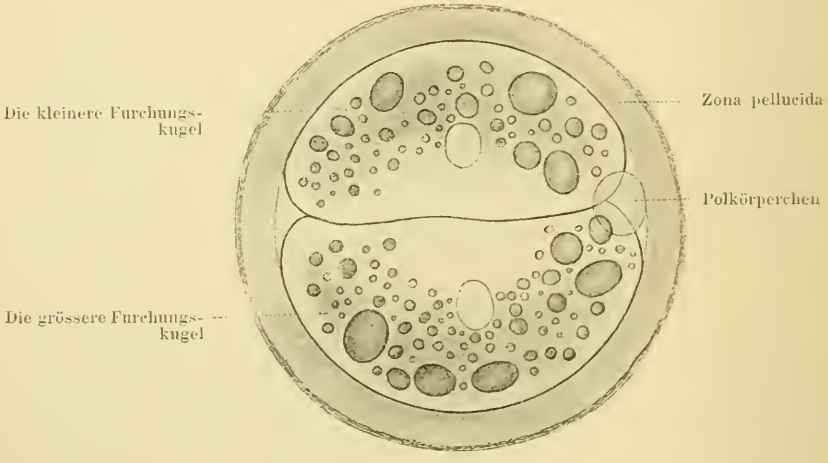


Fig. 15.

Zwei Furchungskugeln, jede mit einem Kern. Furchung eines Säugetiereies (Fledermaus). E. v. Beneden. Die tiefdunkeln Körner sind Dotterkörner.

und vor allem auch der Funktion dennoch ihren Ursprung in einer einzigen Furchungskugel haben. Eine bestimmte Summe morphologischer und physiologischer Merkmale wird dabei gemeinsames Erbe jeder Zelle des reifen Organismus, weil jede Zelle in letzter Linie von einer Furchungskugel stammt.

Diese Thatsache giebt dem Furchungsprozess seine grosse Bedeutung für den Organismus, weil er den genealogischen Zusammenhang der Zellen beweist. Dieser Prozess der Vervielfältigung der Eizelle mit gleichzeitiger Abänderung und Differenzierung, so dass nicht allein eine endlose Zahl, sondern eine fast endlose Verschiedenheit der Zellenformen und ihrer Funktionen entsteht, lässt sich mit den unendlich verschiedenen Tier- und Pflanzenwesen vergleichen, welche vielleicht aus wenigen Stammformen hervorgegangen sind. Die Vögel mit all ihren über die Erde verbreiteten Varianten stammen, samt der formenreichen Klasse der Reptilien, von einer allen gemein-

samen Urform ab, welche offenbar mit Palaeohatteria, dem ältesten Vertreter der Reptilienklasse verwandt ist. Ein Bild unermesslicher Entfaltung zieht vor der Erinnerung herauf bei einem Blick auf die lebenden und fossilen Vertreter der Sauropsiden. Ähnlich ist es, nur ein Bild in anderem Rahmen, mit den Furchungs-, den Embryonalzellen und den daraus hervorgehenden Zellen eines Organismus. Sie sind zahllos, zeigen die stärksten Verschiedenheiten und stammen dennoch aus einer Quelle. Aus einem Homogenen, Gemeinsamen bildet sich allmählich das Heterogene und Spezielle hervor. Die ganze Breite dieser Thatsache, welche die Entdeckung Schwanns bestätigte und erweiterte, hat R. Virchow erfasst und als das cellulare Prinzip bezeichnet, welches in der Anwendung auf den zusammengesetzten, lebenden Körper zu einer Cellularphysiologie und zu einer Cellularpathologie geführt hat. Cellulare Prinzip.

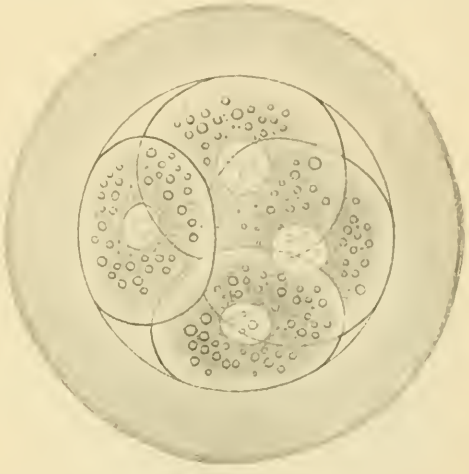


Fig. 16.
Vier Furchungskugeln. Nach E. v. Beneden.

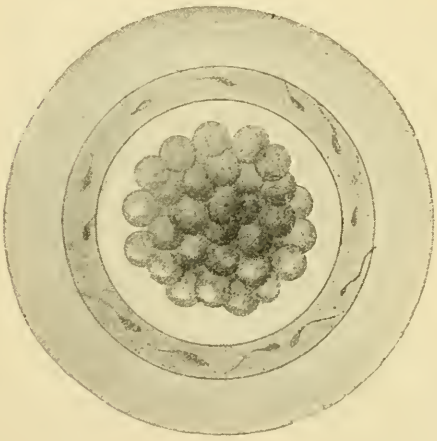
Die Furchung des Menscheneies geschieht während der Wanderung durch den Eileiter, wozu es zwischen 5—6 Tage Zeit braucht. Eine direkte Beobachtung dieser Art existiert hierüber freilich nicht. Die Gelegenheit ereignet sich nur sehr selten. Vor einem Jahrhundert (1789) wurde ein etwas entwickeltes Ei im Eileiter gefunden[1]) und 50 Jahre später hat sich dasselbe ereignet[2]): beide Eier waren mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen und sollen einige Tage nach der Befruchtung zur Beobachtung gekommen sein. Aber es bestanden leider in keinem dieser Fälle normale Verhältnisse. Seit einem halben Jahrhundert sind diese beiden Funde nicht vermehrt worden. Es ist deshalb notwendig, diese Vorgänge am Tiere zu studieren.

Im Beginn des Eileiters erscheint das Ei von Discuszellen, in welche es in dem Follikel eingebettet war, umhüllt. Sie werden während der Wanderung durch den Eileiter allmählich abgestreift, so dass beim Eintritt in den Uterus das Ei nur mehr von der Eihülle umgeben ist. Die Eihülle schwillt während dieser Tubenwanderung auf, indem sie sich durch Aufnahme mit Flüssigkeit tränkt. An die äussere Oberfläche lagern sich überdies noch Eiweisschichten an.

1) Burns, The Anatomy of the gravid uterus. p. 10. Glasgow 1789. — 2) Seiler, Die Gebärmutter und das Ei des Menschen. Tat IX. Fig. 2. Dresden 1830.

Während der Wanderung des Eies durch den Eileiter vollzieht sich der Furchungsprozess, wobei die entstandenen kleineren Kugeln von der Eihülle zusammengehalten werden. Unterdessen hat aber das Ei durch Aufnahme von Plasma (aus dem Eileiter) bedeutend an Umfang zugenommen. Schon auf dem kurzen Wege ernährt es sich also, es reisst neue Stoffe an sich, wie die beträchtliche Grössenzunahme beweist. Schon jetzt zeigt es sich als ein lebendiger Organismus, der aufnimmt und assimiliert. Die Furchungskugeln erhalten dadurch mehr Raum (Fig. 17). An der inneren Oberfläche der Zona legen sie sich dann nach bestimmten Regeln als einfaches Stratum von Zellen an und bilden so eine mit der Eihülle konzentrische Blase, welche Keimblase (Vesicula germinativa) genannt wird. Nicht alle Furchungskugeln werden bei den Säugern und dem Menschen zur Herstellung dieser Blase verwendet, ein ansehnlicher Teil bleibt zurück und drängt sich auf eine Stelle zusammen (Fig. 18). Diese Stelle erscheint bei der Betrachtung von aussen als weisser Fleck und dieser Fleck ist der Ausgangspunkt aller ferneren auf die Bildung eines Embryo abzielenden Vorgänge. In diesem „Embryonalfleck" vermehren sich die vorhandenen Furchungskugeln fort und fort, sie werden dadurch kleiner und nähern sich gewöhnlichen mit Kern und Kernkörperchen versehenen Zellen. Allein mit dieser Vermehrung der Zellen schreitet auch gleichzeitig die schon begonnene regelmässige Anordnung weiter fort. Die neu entstandenen Zellen schichten sich an der inneren Oberfläche der Keimblase übereinander und bald erscheinen sie auf der Stelle des Embryonalfleckes als eine zarte Membran von kleinem gerundetem Umfang als Fruchthof, Area germinativa. In diesem Fruchthof sind die Zellen in zwei Lagen geordnet, die man unter günstigen Umständen von einander trennen kann: die zwei ersten Keimblätter, ein äusseres, Ektoderm, und ein inneres, Entoderm.

Keimblase.



Embryonalfleck.

Fig. 17.

Ei vom Kaninchen aus dem Ende des Eileiters. Nach Bischoff. Die Eihülle verdickt, viele Spermatozoen in ihr, welche nicht mehr in das Ei dringen konnten.

Die Keimblase ist eine weitverbreitete Entwickelungsstufe, welche viele Eier aus allen Tierklassen bei ihrer Ausbildung zu dem reifen Organismus durchlaufen müssen. Wirbeltiere, welche aus Eiern mit totaler Furchung

hervorgehen, zeigen die nämliche Keimblase aus Embryonalzellen. Ein klassisches Paradigma ist die Keimblase von Amphioxus, von dem Lanzettfischchen (Fig. 19, im Durchschnitt gesehen). Sie wird von Cylinderzellen begrenzt, die zu einem einschichtigen Epithel fest zusammenschliessen. An dem Bildungspol sind die Zellen etwas kleiner und heller als an dem entgegengesetzten, dem vegetativen Pol, wo sie auch durch Dotterkörnchen mehr getrübt sind. Diese letzteren Zellen sind jetzt schon für die Entodermzellen, also für die Funktionen der Zellen des Darmrohres bestimmt. Die Höhle der Zellenkugel heisst Furchungshöhle (oder Baersche Höhle). Ganz ähnliche Blasenform wie Amphioxus zeigen auch viele Geschlechter der wirbellosen Tiere aus den Klassen der Coelenteraten, Echinodermen, Würmer und Brachiopoden während ihrer Entwickelung. Allein nur viele Genera, durchaus nicht alle, zeigen

Furchungshöhle

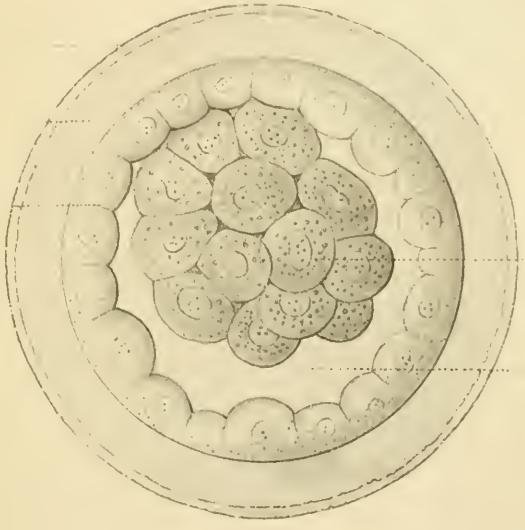


Fig. 18.
Keimblase eines Kaninchencies. Nach E. v. Beneden.

diese reine Form. Zahlreiche Abänderungen erschweren schon dort die Gruppierung. Bei den Amphibien ist die Furchungshöhle ebenfalls deutlich nachweisbar, denn auch bei ihnen wird das Ei durch die Furchung zu einer Blase, die aber aus mehrfachen Gründen Blastula genannt wird, umgewandelt; allein sie ist nicht mehr durch eine einfache Zellenlage begrenzt. Es sind mehrere Zellenlagen; aber wie bei dem Amphioxus ist sofort das für das äussere und das für das innere Keimblatt bestimmte Zellenmaterial durch die Grösse und den dotterreichen Inhalt verschieden. Die für das Entoderm bestimmten Furchungskugeln sind auch bei den Amphibien grösser und bilden einen gegen die Furchungshöhle verdickten Zellhaufen. Also auch bei den Amphibien prägt sich sofort der Unterschied zwischen ekto- und entodermalen Zellen aus durch ihre Grösse und ihre ganz bestimmte Lage zu der Furchungshöhle.

Die Furchungshöhle ist auch hier mit Flüssigkeit erfüllt. Bei der

Betrachtung eines axial durchschnittenen Amphibieneies wird leicht verständlich, dass die Eier im Wasser stets mit dem Bildungspol gegen das Licht und also auch gegen die Wärme gewendet schwimmen und die entgegengesetzte Hälfte vom Lichte abgewendet ist. Denn es ist klar, dass das Gewicht der am Dotterpol aufgehäuften Zellen wie ein Senkblei wirken muss.

Keimscheibe.

Bei grossen Abteilungen anderer Wirbeltiere, welche durch Eier mit Nahrungsdotter ausgezeichnet sind, wie die Knorpelfische, viele Teleostier, darunter die Salmoniden, ferner bei Reptilien und Vögeln ist die Stufe des bläschenförmigen Embryo nicht mehr kugelig, sondern bildet eine platte Scheibe, die Keimscheibe. Sie gleicht einer flachgewölbten Linse die auf dem Bildungspol und zwar auf einer flüssigen Dotterschichte ruht. Auf diese flüssige Dotterschichte folgt tiefer der übrige Dotter. Die Furchungshöhle ist bei dieser Form der Keimscheibe sehr unregelmässig und verschwindet rasch.

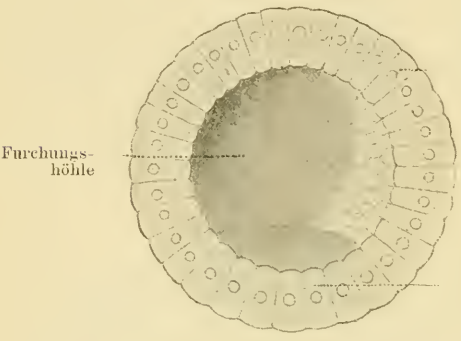


Fig. 19.
Blastula des Amphioxus im Durchschnitt.

Während sich im Inneren des Eies diese bedeutenden Veränderungen ereignen, wodurch aus einer einzigen Dotterkugel durch den Furchungsprozess eine aus Zellen gebaute Blase mit zwei Keimblättern sich aufbaute, ist die durchsichtige Eihülle verschwunden und an ihre Stelle durch Vermittelung des äusseren Keimblattes eine mit feinen Zotten besetzte Zellenhülle getreten, welche den Namen Chorion oder Zottenhaut führt (Fig. 20.) Die ersten Anfänge der Chorionzotten werden schon in dem Eileiter bemerkbar, im Uterus nehmen sie rasch zu und helfen dort die Verbindung zwischen Embryo und Mutter vorbereiten. Durch die Furchung entstandene Zellen bilden also bei dem Menschen und den Säugern eine schützende Hülle um das Ei. Auf der Wanderung durch den Eileiter geht die Zona pellucida zu Grunde; an ihre Stelle tritt eine Zellschichte, welche nach und nach dicht stehende cylindrische zellige Erhebungen — Chorionzotten — produziert. Später wächst embryonales Bindegewebe (Mesoderm) in das Innere dieser

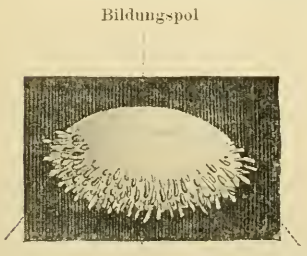


Fig. 20.
Menschliches Ei von 10—12 Tagen, auf dunklem Hintergrund. Nach Reichert. 5 mal vergr.

Zotten hinein, welche in ihrem ersten Auftreten primäres Chorion genannt werden.

Die Vorgänge bei dem Zerklüftungsprozess werden der Übersicht halber am besten in zwei verschiedenen Abschnitten betrachtet, nämlich insofern sie sich äusserlich sichtbar an dem Ei abspielen, äussere Furchungserscheinungen, oder insofern sie sich in der Tiefe des Dotters als innere Furchungserscheinungen vollziehen.

a) Äussere Furchungserscheinungen.

Die äussere Erscheinung des Furchungsprozesses umfasst jene Vorgänge, welche an der Oberfläche des befruchteten Eies sich abspielen. Es zeigt sich zunächst eine Furche, welche über das ganze Ei herum fortschreitet, so dass dieses aussieht, als habe man es durch einen herumgelegten Faden eingeschnürt. Die Furche wird immer tiefer und teilt endlich den Dotter in zwei getrennte Halbkugeln. Unterdessen hat sich aber schon eine zweite Furche gebildet, welche im rechten Winkel zu der ersten steht, und jede Halbkugel wieder in zwei gleiche Teile teilt. So schreitet die Furchung vorwärts und schliesslich ist das ganze Ei in eine Menge von Kugeln geteilt, deren jede einen Kern und ein Kernkörperchen besitzt, kurz sich als eine wahre Zelle darstellt. Nach der streng geregelten Bildung (sie vermehren sich nach arithmetischer Progression) gruppieren sie sich nach bestimmten Regeln zum Aufbau des Embryo. Man kann also die Dotterfurchung vergleichen mit der Herstellung der Bausteine, welche zur Aufrichtung eines Hauses zugehauen und vorbereitet werden. Der Unterschied liegt nur darin, dass dort ein Baumeister das Behauen anordnet und ausführt, während sich hier durch die in den Molekülen ruhenden lebendigen Eigenschaften der ganze Vorgang abspielt.

Eiachse.

Bei der Regelmässigkeit des Vorganges, z. B. an dem Froschei, verhält sich die dunkle und die helle Stelle des Eies, die sich gegenüber liegen, sehr verschieden. Denkt man sich mitten durch die hellen und dunkeln Stellen eine Achse gelegt, so sind hier, wie bei der Erdkugel, die Eiachse, ferner zwei Eipole, den Vergleich weiter spinnend, zu unterscheiden. Ferner können äquatoriale und meridionale Orientierungslinien unterschieden werden. Das Ei vom Frosch oder Triton schwimmt im Wasser stets so, dass der dunkle Pol nach oben, der helle nach unten gekehrt ist. Der Dotter ist offenbar im Bereich des hellen Poles schwerer, am dunkeln Pol leichter. Die Achse des Eies steht also senkrecht oder nur wenig zum Horizont geneigt. Der Kern liegt auch, wahrscheinlich wegen seiner grösseren Leichtigkeit, nicht in der Mitte der Kugel, sondern dem dunkeln Pol näher.

Die erste Furchung tritt nun stets, und darin zeigt sich schon der Unterschied der Pole, an dem dunkeln Pol auf und schreitet in meridionaler Richtung zu dem hellen Pole fort. Sie trennt das Ei in zwei Hälften. In manchen Fällen soll sofort damit auch schon die Längsachse des Tieres be-

stimmt sein. Für manche Species wäre schon durch die erste Furchungsrinne eine Entscheidung für den zukünftigen Ausbau des Körpers getroffen worden.

Nach dieser ersten Furchung entsteht eine Ruhepause. Dann beginnt in gleicher Weise eine zweite Furche. Sie schneidet die erste in einem rechten Winkel.

Diese zweite Furche soll bei vielen niederen Tieren von nicht minder weittragender Bedeutung als die erste sein und Vorn und Hinten scheiden. Es bezeichnet die höchste Stelle des hellen Poles das spätere Schwanzende[1]). Es wird wohl niemals gelingen, denselben Beweis für die Säuger zu erbringen, aber wenn dieses Gesetz schon für die Klasse der Amphibien, dann für die Tunicaten (van Beneden und Julin[2]), für einen Knochenfisch (M. v. Kowalewski) seine Geltung hat, so wird es dennoch zum Beweis dafür, dass in dem Innern des Eies schon in der allerersten Zeit die

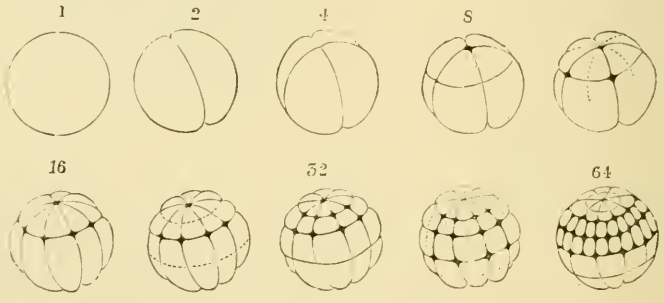


Fig. 21.
Furchung an dem Ei von Rana temporaria. Nach Ecker. Die Zahlen geben die vorhandenen Furchungskugeln an.

Kräfte schlummern, die wir bei der endlichen Ausgestaltung in Wirksamkeit treten sehen.

Totale Furchung.

Die Dotterfurchung zerlegt bei der totalen Furchung der Placentalier den ganzen Dotter in Furchungskugeln. Es bleibt kein ungefurchter Dotter zurück. Solche Eier heissen holoblastische (*ὅλος* ganz) und ist die Dotterteilung eine totale. Dabei sind aber nicht notwendig alle die aus der Teilung hervorgegangenen Blastomeren von gleicher, sondern oft auch von ungleicher Grösse. Man hat diese ungleiche Art der Furchung deshalb, zum Unterschied von derjenigen, bei

[1]) Die erste der ebenerwähnten wichtigen Thatsachen ist von Newport, Philosoph. Transact. 1851, 1853, 1854. Dann haben sich unabhängig von einander Pflüger (Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 35 1882. Bd. 32. 1883 und Bd. 34. 1884) und Roux, Über die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipzig 1883, mit diesem grossen Problem beschäftigt und die Newportsche Entdeckung bestätigt und wesentlich bereichert. Zusammenfassend hat Roux über seine Arbeiten berichtet in Virchows Arch. Bd. 114 1888. — [2]) Beneden, E. van und Julin, Arch. de Biol. Tom. 5. 1884. M. von Kowalewski, Zeitschr. f. wiss. Zool. 1886.

der alle Furchungskugeln gleich gross sind, als totale aber inäquale Furchung benannt. Inäquale Furchung.

Dabei zeigt sich bei vielen Tieren ein fundamentaler Unterschied zwischen dunklem und hellem Pol, z. B. des Froscheies. Die Blastomeren des dunklen Poles sind ausnahmslos die kleinen, diejenigen des hellen die grossen. Siehe die Fig. 21 (16—64). An dem dunklen Pol sind also andere Bedingungen für die Anfänge der Entwickelung aufgespeichert, als an dem hellen Pol, denn dort beginnt die Furchung, dort ist die Zerlegung des Dotters in Kugeln schneller, dort treten zunächst die Keimblätter auf und so ist es überall, wo totale aber inäquale Furchung beobachtet wird. Man nennt deshalb auch denjenigen Eipol, an welchem sich die Anlage zuerst zeigt, den Bildungspol. — Furchungs- Bildungspol.
kugeln besitzen isoliert untersucht ein ausgezeichnetes Bewegungsvermögen.

Nicht jedes Ei enthält soviel Dotter in den nach der Befruchtung entstandenen Furchungskugeln, um den Aufbau des Organismus soweit zu fördern, bis das junge Wesen sich selbst an dem von der Natur für seinesgleichen gedeckten Tisch ernähren kann, wie die meisten Amphibien. In zahlreichen Fällen wird dem Bildungsdotter noch Nährmaterial in konzentrierter Form beigegeben, sog. Nahrungsdotter. Nahrungsdotter ist also Vorrat für längere dauernde Entwickelung. Dann furcht sich nur der Bildungsdotter, aus dem der Embryo geformt wird, der Nahrungsdotter bleibt für die weitere Ausbildung des Jungen in dem Ei vorbehalten. Solche Eier heissen meroblastische (*μέρος* Teil). Der Nahrungsdotter sammelt sich in der Regel dort zumeist an, wo später das Entoderm, die ernährende Zellenschicht des Urdarmes, sich anlegt. Die Stelle befindet sich bei dem Ei der Batrachier ausnahmslos an demjenigen Eiende, das dem hellen Pol des Froscheies entspricht und das bei dotterreichen Eiern als Dotterpol bezeichnet wird, im Dotterpol.
Gegensatz zu dem oberen oder dunklen für die Furchung bestimmten Bildungspol. Aus dieser Thatsache eines Unterschiedes von Bildungs- und Nahrungsdotter ergab sich die naturgemässe Unterscheidung von Eiern mit partieller und totaler Furchung. Beispiele partieller Furchung zeigen unter den Wirbeltieren die Eier der Vögel, Reptilien und Partielle Furchung.
Knorpelfische.

Das Vogelei ist viel studiert worden, weil es am leichtesten erreichbar ist. Die Furchung des Hühnereies beginnt ausnahmslos im Bereich des weissen Dotters, also dort, wo der Furchungskern auf der Höhe des weissen Dotters (Fig. 3) aufruht und wo sich auch später die Keimhaut findet. Um die Furchung zu studieren, muss man die Eier im Anfang des Eileiters aufsuchen.

Die Keimscheibe zerfällt zunächst in zwei Segmente dadurch, dass in ihrer Mitte eine kleine Furche auftritt und von oben her in vertikaler

Richtung durch die Tiefe des Bildungsdotters dringt. Bald darauf erscheint rechtwinkelig zu der vorhergehenden wie bei dem Frosch eine zweite Furche, wodurch die Keimscheibe in 4 Segmente zerlegt wird wie in Fig. 21 (4). Weitere radiäre Furchen zerklüften die Keimscheibe, wobei im Centrum durch Furchen, welche der Peripherie der Scheibe parallel sind, kleinere Teilstücke entstehen. Indem sich dieser Prozess öfters wiederholt, entsteht schliesslich eine linsenförmige Masse kleiner Furchungskugeln, die in der Mitte am dichtesten liegen, an dem Rande allmählig spärlicher werden und endlich scharf abgegrenzt aufhören.

Nachfurchung.

Die Furchung geht bei den Eiern mit totaler Furchung unmerklich in die Bildung von Embryonalzellen über. Sehr verwickelt werden aber die Vorgänge bei Eiern mit partieller Furchung. Sie dauert bei den Knorpel- und Knochenfischen, bei Reptilien und Vögeln lange Zeit in der unter der Keimhaut liegenden Dotterschichte fort. Waldeyer hat dafür den Namen „Nachfurchung“ vorgeschlagen. Die so spät erscheinenden Furchungskugeln haben schon viele Studien und Deutungen veranlasst.

Bei Säugern ist die Furchung zwar oft eine totale, aber dabei inäquale. Schon die beiden ersten Furchungskugeln sind ungleich. So

Fig. 22.
Ei von einem Knochenfisch. Nach Ryder.

bei dem Kaninchen und der Maus. Noch in einem späteren Furchungsstadium sind beim Opossum von Selenka[1]) neuestens einzelne Zellen grösser als die übrigen Furchungskugeln gesehen worden. Die den Blastoporus umschliessenden und ihm nahe liegenden Furchungszellen sind die grössten. Sie sind auch relativ reicher an Dotterkörnern. Das stimmt mit vielen verwandten Vorgängen bei Wirbellosen und Wirbeltieren (Spongien, Würmern, Amphioxus) überein. — Der Nahrungsdotter kann auch im Centrum des Eies sich befinden, oder diffus überallhin zerstreut im Ei liegen.

Eine Unterart der partiellen Furchung ist bei den Arthropoden häufig, bei denen der Furchungskern, von Bildungsdotter umgeben, central in der

[1]) Selenka, E., Studien über die Entwickelungsgeschichte der Tiere. 4. Heft. Wiesbaden 1886.

Masse des Nahrungsdotters liegt. Die Furchung vollzieht sich im Innern zunächst an dem Kern, und später folgt erst der Dotter, nachdem die Kerne an seine Oberfläche gerückt sind.

Der Embryo, der auf einem dotterreichen Ei entsteht, ist im Verhältnis zum Dotter sehr klein. Das Hühnchen schwimmt lange Zeit so auf der Dotterkugel (Fig. 2) oder wie der in Fig. 22 abgebildete Fisch, bei dem auch der Dottersack den Nahrungsdotter umschliesst, während aus dem Bildungsdotter schon der Fischembryo hervorgegangen ist.

Das Vogelei ist für die Entwickelungsgeschichte von ganz besonderer Bedeutung, weil sehr viele und wichtige Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere sich auf Beobachtungen am bebrüteten Hühnerei stützen. Das Ei der Säugetiere ist viel schwieriger zu erlangen und aus diesen Gründen seltener untersucht worden. Hingegen können wir das Vogelei (Huhn und Ente) jederzeit in beliebiger Menge erhalten und durch künstliche Bebrütung desselben Schritt für Schritt jedes Stadium der Veränderungen verfolgen, welche der daraus hervorgehende Embryo im Laufe seiner Entwickelung erfährt.

Von den Wirbeltieren eignen sich die Kaltblüter für die Studien der Furchung besser als die Warmblüter, weil sie nicht so rasch der Zerstörung verfallen; allein sie sind nicht immer in dem entsprechenden Grade durchsichtig. Das volle Verständnis wird erst durch die Ausdehnung der Forschung auf die Vorgänge bei den Wirbellosen gewonnen.

Die Furchung des Dotters der Froscheier: Prevost und Dumas, Ann. d. sc. nat. Bd. 2. 1824. — Rusconi, Développement de la grénouille commune Milan 1826. — v. Baer, Müllers Arch. S. 481. 1834. — v. Bambecke, Mém. der belg. Akad. Bd. 34. 1868. — Für das Hühnchen: Öllacher, J., Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22. 1872. — Götte, A., Die Unke. Leipzig. — A. Ecker hat Modelle von der Furchung des Froscheies angefertigt und durch Ziegler in Freiburg i. Br. in den Handel bringen lassen.

b) Innere Furchungserscheinungen. Mitosis.

Die innern Furchungserscheinungen beruhen auf einer komplizierten Umlagerung der Dotterelemente, welche durch die Kernteilung eingeleitet wird. Die Kerne übernehmen die führende Rolle bei den Vorgängen. Die inneren Furchungsvorgänge bestehen:

1. In der Ausbildung einer fadenförmigen Figur im Kern nach einer sehr komplizierten Regel, Kernfigur genannt, wobei der mit gewissen Farbstoffen färbbare (chromatische) Teil der Kernsubstanz eine hervorragende Rolle spielt. Der Vorgang heisst Mitosis[1]) (Fig. 23).

2. In der gleichzeitigen Ausbildung einer anderen fadenförmigen Figur, an welcher sich aber der weniger färbbare (achromatische) Teil der Kernsubstanz in hervorragender Weise beteiligt, diese Figur heisst die Kernspindel (Fig. 23 *B*).

3. In der Ausbildung einer Strahlenfigur, Dotter-Strahlung genannt, welche durch den Dotter verläuft (siehe die Figg. 23 *B* und *C*);

[1]) *μίτος*, Faden, auch Karyokinese (gr. *τὸ κάρυον*, Kern und *κίνησις*, Bewegung.

die Strahlen ziehen gegen eine Attraktionsphäre, in deren Mitte sich der Centralkörper, das Centrosoma, befindet.

Alle diese tiefgehenden Änderungen spielen sich bei jedem Furchungsstadium des Eies und bei der überwiegenden Menge der Zellteilungen im reifen Organismus ab, um nach der Vollendung des Vorganges in dem Inhalt der Zellenleiber wieder zu verschwinden. Es wechseln Pausen der Ruhe, in denen weder Kern noch Zellinhalt irgend welche Zeichen dieser erwähnten Strukturen aufweisen, mit Phasen der Bewegung, in denen alle Moleküle des zelligen Organismus in Bewegung versetzt sind. Im Beginn des Prozesses verrät, soweit die Beobachtung reicht, nichts die späteren weitgehenden Veränderungen. Das Wesentliche des Prozesses besteht darin, dass ein Teil der im Kern vorhandenen chemischen, organisierten Substanzen in die Erscheinung tritt, erst in Form von färbbaren Körnern, dann von kleinen Fäden, endlich von Schleifen, die sich verdoppeln, teilen, um wieder nach einer bestimmten Zeit in dem Kern zu verschwinden. Ein zweiter wichtiger Umstand ist die Vermischung der Substanzen des Kerns mit denjenigen des Zellprotoplasma: die Kernmembran verschwindet und die ungefärbten Teile der Kernfigur, namentlich die Spindel, senden Strahlen in das Protoplasma hinein, wodurch die Beteiligung aller Gebiete des Eies oder der Zelle an dem ganzen Prozess unverkennbar wird.

1. Auftreten und Umwandlung der dunkeln (chromatischen) Kernteilungsfigur.

Chromosomen.

In dem Furchungskern, der wie jeder Zellkern eine sehr grosse Anziehungskraft für die in der embryologischen Technik gebrauchten Farbstoffe besitzt, treten unter Verschwinden des Keimfleckes feine Körner, Chromosomen auf, aus denen durch Aneinanderlegen Fäden werden. Sie zeigen anfangs weder Regelmässigkeit der Anordnung, noch Regelmässigkeit der Konturen. Bald aber weicht die scheinbare Unordnung. Die Fäden richten sich nach einer bestimmten Seite des Kerns, der „Polseite“ (Fig. 23 *A*, auf der *a* die Polseite, *b* die Gegenpolseite des Kerns bezeichnet), biegen dort schleifenförmig um und wenden sich in zackigen Linien nach der entgegengesetzten Polseite. Bald wird die Zahl der Fäden geringer, dafür aber ihre Breite bedeutender (Fig. 23 *B*, in welcher die Breite der Fäden im Vergleich zu der Fig. 23 *A* schon beträchtlich zugenommen, während die Zahl abgenommen hat). So sind in dem Kern jetzt dicke Fäden entstanden, die an der Polseite mehr und mehr auseinanderweichen und dort ein bestimmtes Gebiet vollständig frei lassen. Aber noch ist die Figur der Kernfäden einem „Knäuel“ (Spirem[1]) in dem Kern vergleichbar. Nunmehr entsteht eine sternähnliche Umlagerung der Fäden, sie verlassen die Pole, und rücken nach der Mitte

[1]) Spirem (von gr. *τὸ σπείρημα*, die Windung).

der Kernkugel, nach dem sogen. Äquator des Kerns allmählich zusammen. Man nennt diese Phase diejenige des einfachen Sterns, Monaster[1]) oder des Muttersterns. Ein Augenblick in dieser Wanderung ist in der Fig. 23 *B* festgehalten, in welcher die Fäden mehr und mehr von dem Pol sich entfernen, verkürzen, verdicken und doppelt erscheinen, sodass nun-

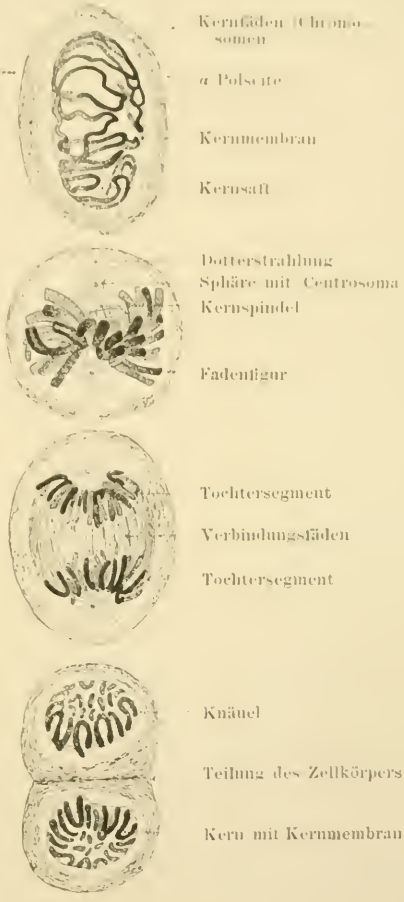


Fig. 23.
Zellteilung (Salamanderlarve). Nach Rabl.

mehr jeder bandförmig erscheint, während sie früher cylindrisch waren. Die doppelt gewordenen Fäden stellen sich nunmehr als „Schleifen" quer in die Ebene des Äquators und ordnen sich zu einem abgeflachten Stern, der sogen. Äquatorialplatte, welche senkrecht zur Längsachse des jetzt ovalen Kernes steht. Die Schleifen drängen sich dabei in der Mitte des Kerns, in der Äquatorialebene zusammen (Fig. 23 *B*), wobei sie ihre Schenkel nach aussen kehren. Nunmehr vollzieht

Äquatorialplatte.

[1]) μόνος einzig, aster (von gr. ὁ ἀστήρ, der Stern).

sich die Spaltung der Fäden. Jeder trennt sich der Länge nach, und zwar so, dass die eine aus der Trennung eines Fadens hervorgegangene Schleife nach dem einen Pol des Kerns, die andere nach dem
Metakinesis. entgegengesetzten hingeführt wird. Die Spitzen der Schleifen richten sich dabei stets polwärts, die Schenkelenden nach dem Äquator. Diese eigenartige Umlagerung, Metakinesis[1]) ist aus der Fig. 23 *C* ersichtlich. Die Schleifen rücken nunmehr weiter auseinander und nähern sich den Polen des Kerns mehr und mehr. Damit ist die demnächst sich vollziehende Teilung des Kerns schon angedeutet. Aus dem früher einheitlichen Fadengerüst (Fig. 23 *A*) sind jetzt zwei solche Gerüste entstanden, der Doppelstern, Dyaster, wobei vollkommene Gleichheit der inneren und äusseren Zusammensetzung erreicht wurde.

Nunmehr verliert sich aber die streng pyramidale Form: das Fadengerüst formt sich zu einem neuen Kern, in den es eingeschlossen wird, Doppelknäuel, Dispirem (Fig. 23 *D*): dann biegen sich die einzelnen Fäden und lösen sich wieder in feinere Schleifen und Körnchen auf, wie man sie seit langer Zeit kennt. Von den gröberen Gerüststrängen bleibt nichts mehr erkennbar. Nichts deutet auf den Bau des Knäuels und die typische Anordnung seiner Schleifen hin, bis eine neue Furchung oder eine neue Zellteilung den ganzen Prozess aufs neue in all seinen Phasen hervorruft.

2. Auftreten und Umwandlung der achromatischen (farblosen) Kernfigur, Kernspindel genannt.

Die Kernspindel ist ein aus farblosen feinen Fäden gebautes Gerüste, das wie das eben beschriebene sich allmählich ordnet. Kurz bevor die Längsspaltung der Fäden der chromatischen Figur stattfindet, verlaufen nach den Polen hin blasse, farblose Fasern. Die Zahl der Fasern wird auf 800 bis 1000 geschätzt. Die Figg. 23 und 24 geben nur eine schwache Vorstellung von dem Reichtum dieser hellen Züge, die stets in grösserer Zahl von den einzelnen chromatischen Fäden ausgehen. Mit grosser Zierlichkeit streben sie nach den beiden Polen hin, um sich in einem kleinen schwer sichtbaren Körperchen, dem Centrosoma, wie in einem Brennpunkt zu vereinigen, und dann aufs neue divergierend über die Grenzen des Kerns hinaus in die Dottermasse auszustrahlen. Wenn die achromatische Figur aufgetaucht ist, ist die Kernmembran geschwunden. Die achromatischen Fasern hängen mit den chromatischen Fäden zusammen. Wie die chromatische Figur, so wird auch die achromatische nach der Vollendung der Teilung undeutlich, und dann taucht auch die Kernmembran, welche unterdessen verschwunden war, wieder auf (siehe Figg. 23 *A*—*D*)[2]).

[1]) Metakinese (gr. *μετά* nach, *κίνησις* Bewegung). — [2]) Die ausführliche Schilderung dieser Vorgänge findet sich in den Untersuchungen bei: Flemming, Zellsubstanz etc. a. a. O., und Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 20. S. 1. 1882, ferner Rabl, Morphol. Jahrbuch. Bd. 10. 1885, und Anat. Anz. Nr. 1. 1889.

Die Spindelfasern sind mit den Chromosomen, d. h. den gefärbten Fäden, in Verbindung. Viele von ihnen sind überdies von den Centrosomen ausgehend zwischen den mitotischen Fäden ausgespannt und so hat sich die Anschauung entwickelt, dass die Spindelfasern die Wanderung der gefärbten Fäden bei der Zellteilung beeinflussen. Man hat sie geradezu als Direktionsfasern bezeichnet. Dass solche Spindelfasern in einer verwandten Anordnung auch künstlich hervorgerufen werden können, wirft ein interessantes Schlaglicht auf diese Vorgänge bei der Teilung der Furchungskugeln und der Zelle.

3. Strahlungen in dem Dotter.

Die Vorgänge der Zellenteilung greifen über die Grenzen des Kerns hinaus und bis in die Substanz des Zellenleibes des Eiprotoplasma (also des Dotters) hinein. Dies geht schon daraus hervor, dass der Kern sich vergrössert, seine Hülle sich während der Umordnung der Fadenmasse verliert und erst nach dem Abschluss des Prozesses wieder hervortritt. Allein es giebt noch andere Zeichen von der Beteiligung des Zellkörpers. Er lässt mit dem Beginn der Phase des Mutterkerns zwei übrigens nicht scharf geschiedene Zonen erkennen, eine dichtere Innen- und eine weniger dichte Aussenzone. Die Aussenzone zeigt ungemein feine durcheinanderliegende Fäden (Fig. 23 A), die an der Grenze des Sichtbaren liegen. Von den Polen der Kerne laufen ferner lichte Strahlen in den Dotter und in die Zellsubstanz aus, ein Verhalten, das man als Dotter-„Strahlung“ oder, wenn sie in Zellen vorkommt, einfach als „Strahlung“ bezeichnet. Diese Strahlen sind weniger lichtbrechend als die Linien der Kernspindel und scheinen sich aus der Substanz der Innenzone aufzubauen (Fig. 23 und 24).

Fig. 24.
Ei von einem Seeigel (Sphaerechinus brevispinosus), 1 Stunde nach der Befruchtung, in zwei Furchungskugeln sich teilend; mit Dotterstrahlung.

Die eben beschriebenen Erscheinungen sind vorzugsweise nach den an Zellen gewonnenen Erfahrungen erzählt, allein auch im Eiprotoplasma tauchen dieselben Umlagerungen auf. Es handelt sich dabei nicht nur um eine Aufreihung von Dotterkörnern, sondern zugleich und hauptsächlich um eine Differenzierung des Protoplasma, in welches die Dotterkörner gebettet sind, also um eine vorübergehende Protoplasmastruktur. Fol und Hertwig sprechen geradezu von radiär geordneten Strängen verdichteten Protoplasmas, wobei die Dotterkörnerreihen zwischen diesen Strängen und damit natürlich auch wieder sie selbst in radiärer Anordnung gelagert sind. Siehe Fig. 24.

Für die Rolle des Eiprotoplasma und seiner Strahlungen ist wichtig, dass die Sterne in dem Eiprotoplasma zeitlich nicht genau zusammenfallen mit den Sternformen der Mutterkern- und Tochterkernfiguren.

Nachdem alle erwähnten Vorgänge, die als chromatische Kernfigur, als Kernspindel und als Strahlungen im Dotter bezeichnet werden, regelmässig abgelaufen sind, wird erst die Trennung des Eies oder der Zelle in Zwei auch äusserlich vollendet. Zwischen die beiden Tochtersterne (Fig. 23 *D*) drängt sich Substanz. Dieser Abschnitt erfährt dann bald wichtige Veränderungen. Die helle Innenportion, welche die beiden Tochtersterne miteinander verbindet, verschmälert sich und zugleich macht sich immer an der dunkleren Aussenportion eine Einschnürung bemerkbar. Zwischen den beiden Tochterknäueln tritt eine Ringfurche auf, ebenso an dem Dotter (Fig. 24), welche an der einen Seite tiefer einschneidet, als an der anderen. Am Boden der Furche zieht eine stark lichtbrechende Substanz rund herum. Endlich schneidet die Furche durch, die Teilung ist vollendet. An solchen Furchungskugeln, wie Fig. 24, erkennt man noch geraume Zeit die beiden Zonen der Zellsubstanz, die hellere Innen- und die dunklere Aussenzone, dann aber gleicht sich selbst diese Erscheinung aus und auch das Protoplasma der neuentstandenen Gebilde geht in einen Zustand der Ruhe über, wobei es die erwähnten Strukturen nicht unterscheiden lässt, obwohl sie wahrscheinlich nicht völlig verschwinden, sondern nur unsichtbar werden[1]).

Teilungsebene

Höchst bemerkenswert ist die Art, wie sich die Teilungsebene der Furchungskugeln und der Zellen in den von uns betrachteten Fällen zu der Achse der Kernspindel stellt: Die Teilungsebene — auch „Teilungsachse" — steht senkrecht auf der Achse der Kernspindel. (Vergl. die Figg. 23 und 24.) Für eine Menge von Wachstumsvorgängen, u. a. der Wachstums-Richtung ist diese Erscheinung von grosser Bedeutung.

Die Vorgänge der Furchung wie der Zellteilung hängen noch mit einer anderen Erscheinung zusammen.

Sphäre.

Dort, wo sich die Pole des Eies und der Zelle als eine Attraktionssphäre, neuerdings kurz Sphäre genannt, bemerkbar machen, befindet sich ein winziges Gebilde, das Centrosoma, der Centralkörper. Im Innern der Attraktionssphäre liegt derselbe wie ein kleines Korn von 1 μ Durchmesser, scharf konturiert, dunkel. Er ist von einer stark färbbaren Masse umgeben, der Sphäre, deren Durchmesser 4—5 μ beträgt. Um die Sphäre bildet die Zellsubstanz einen dunkelpigmentierten Hof, wobei die Fäden der Kernspindel eine Rolle spielen. Die Kontur der Sphären ist nicht gleichmässig. Die zarten Fäden sollen in ihr inserieren.

[1]) Carnoy, a. a. O. Plattner, Internat. Monatsschr. f. Anat. und Histol. Bd. 3. S. 341. Mit 1 Taf. Rabl, Anat. Anz. a. a. O.

Die Sphäre liegt mit dem Centrosoma ausserhalb des Kerns; ob sie Gebilde der Zellsubstanz oder des Kerns sind, ist noch nicht entschieden[1]). Viele Beobachtungen sprechen für die erstere Annahme. Die Nukleolen und die nukleolenartigen Gebilde, die in dem ruhenden Kern liegen, schwinden während der Mitosis allmählich und gehen, wie es scheint, in der Bildung der chromatischen Fäden auf.

Wahrscheinlich handelt es sich hier um permanente Gebilde, nicht bloss der ersten Furchungskugeln, sondern überhaupt jeder Zelle. — Die physiologische Vorstellung, die man sich von der Sphäre und dem Centrosoma gemacht hat, ist eine sehr weitgehende. Man sieht sie als Anheftungs- und Stützpunkte für die Spindelfasern an, welche ja die Umlagerung der Kernfäden gleichsam dirigieren, daher auch Direktionsfasern genannt. Während man schon den Kern für das Hauptelement der in der Zelle sich abspielenden Prozesse ansah, scheint dem Centralkörper auch eine hohe Bedeutung zuzukommen und zuletzt haben selbst jene recht, die noch ein „Centralkorn" im Innern des Centralkörpers erkennen wollen, ein neues — Rätsel.

Wahrscheinlich hat jedes Ei eine besondere Abart des mitotischen Prozesses aufzuweisen, ebenso wie jede Zelle in dem Organismus, je nach dem Grade ihrer funktionellen Differenzierung. Das Prinzip ist durch das Tier- und Pflanzenreich das nämliche, allein die Varianten sind wohl zahllos. Verschiedenheiten sind schon beobachtet. All' diesen Vorgängen liegt also ein grosses Gesetz zu Grunde. Man kann die Thatsache kaum stark genug betonen, dass zu gleicher Zeit, sowohl bei Pflanzen als bei Tieren, ein Modus der Kern- und Zellteilung gefunden wurde, der sich prinzipiell als völlig übereinstimmend erweist, nachdem so lange Zeit eine fundamentale Verschiedenheit hinsichtlich der Kernvermehrung in beiden organischen Reichen angenommen worden war. Wir begreifen dadurch mehr und mehr, was der Scharfsinn des Aristoteles ausdrückte, als er sagte, zwischen dem Beseelten und Unbeseelten besteht ein Übergang durch Geschöpfe, welche leben, aber keine Tiere sind (die Pflanzen). Die Übereinstimmung so vieler physiologischer Prozesse bei Pflanzen und Tieren erhält durch die Mitosis eine weitere greifbare Unterlage. Die Übereinstimmung erstreckt sich selbst auf scheinbar untergeordnete Dinge. Die von Balbiani und Pfitzner bemerkte Körnelung der chromatischen Fäden existiert nicht nur bei tierischen, sondern auch bei pflanzlichen Zellen. Hier spielt sich ein elementarer Vorgang ab, welchen fast alle Zellen bei ihrer Teilung durchmachen. Er erfordert Zeit und Kraft und muss einen sehr bedeutenden Nutzen haben, wie Roux[2]) ausgeführt hat, denn sonst wäre er nicht durch die Züchtung erhalten worden. Diese Vorgänge sind offenbar Mechanismen, welche den Kern nicht bloss seiner Masse, sondern auch seiner einzelnen Qualitäten nach teilen. Die chromatischen Fäden der ersten Furchungsfigur sind zur Hälfte mütterlichen, zur Hälfte väterlichen Ursprungs. Dies geht aus der Entstehung des ersten Furchungskerns hervor. Bei manchen Säugern, wahrscheinlich auch bei Reptilien, vielleicht auch bei Selachiern treten die getrennt in den Vorkernen entstandenen Hälften der chromatischen Fäden zu dem Mutterstern (Äquatorialplatte) zusammen. — Die Centralkörper der ersten Furchungsfigur stammen wohl bei allen Wirbel-

[1]) Beneden, E. van, Arch. Biol. Vol. 5. 1883. Boveri, Zellenstudien. Jenaische Zeitschr. Vol. 22. 1888. Vol. 24. 1890. Rabl, a. a. O. Mark, Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. 6. Nr. 12. 1881. Flemming, a. a. O. und Ergebnisse. Bd. 3. 1893. — [2]) Roux, Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1884.

tieren ebenso wie bei fast allen Wirbellosen vom Centrosoma des Samenfadens, dem Mittelstück desselben, ab. An den Furchungsfiguren der meisten Wirbeltiere sind dieselben nicht punktförmig, sondern Kugeln von ansehnlicher Grösse[1]). — Die Annahme, dass die chromatischen Fäden der Furchungsfigur wahrscheinlich zur Hälfte mütterlichen und zur Hälfte väterlichen Ursprunges sind, hat Weismann veranlasst, die Teilungsvorgänge der chromatischen Fäden für die Erklärung der Vererbungserscheinungen zu verwerten. Jedenfalls bieten sie die erste Handhabe, etwas tiefer in diese dunklen Beziehungen hineinzublicken. Die Erfahrungen von dem Leben des Eies und der Zellen sind die Grundlage für die wichtigsten Vorstellungen von dem Leben des Organismus im gesunden und kranken Zustande. An diesen organisierten und so kompliziert gebauten Teilen hängt ferner die Übertragung körperlicher und geistiger Eigentümlichkeiten der Eltern auf die Kinder und damit berühren sich alle Fragen, welche der Menschengeist je über Menschen-Sein aufgeworfen hat.

Fig. 25.

Die erste Furchung des Eies der Maus. Die beiden Furchungskugeln sind ungleich gross. Die Kerne sind nicht verschieden. Die kleinere der beiden (*a*) teilt sich stets früher. Nach Sobotta.

Bei der Tragweite dieser inneren Furchungserscheinungen folgt die kurze Darlegung derselben bei einem Säuger und zwar der Maus. Die erste Kernteilungsfigur ist sehr gross und nimmt fast die ganze dotterarme Zelle ein. Die zwei ersten Furchungskugeln sind ungleich gross (Fig. 25 *a*). Die kleine teilt sich früher als die grosse. Die mitotische Figur gleicht ganz der ersten. Der Kern der grösseren Furchungskugel zeigt unterdessen noch einen ruhenden Kern. Es entstehen dann zunächst die Furchungskugeln (Fig. 25 *b*), aber die Teilung der grossen Kugel folgt unmittelbar nach, so dass die Regel der Entstehung der Furchungskugeln zwei, vier, acht u. s. w. doch gewahrt bleibt[2]).

Durch die bei der Furchung und bei dem verwandten Prozess der Zellteilung auftretenden Vorgänge erscheinen die Furchungskugeln, ihre Nachkommen: die Embryonalzellen und die Zellen überhaupt als kleine, organisierte Wesen. Diese Auffassung bleibt bestehen, trotz der Granula, auch Bioblasten, genannt, welche im Inneren des Zellleibes entdeckt worden sind (Ehrlich, Altmann) oder der hypothetisch angenommenen Keimchen (Ch. Darwin), der Micellen (Nägeli), der Idiosomes (Whitman) u. s. w. Die Zelle ist und bleibt dennoch derjenige elementare Organismus, in welchem sich die Lebensverrichtungen

[1]) Agassiz, A., und Whitmann, C. O., Mem. Mus. Comp. Zool. Vol. 14. 1889. Todaro, Ricerche Labor. di Anat. norm. R. Univ. Roma. Vol. 3. 1893. — [2]) Sobotta, Arch. f. mikroskop. Anat. 1895.

abspielen. In der Zelle liegt, wie in den Furchungskugeln, die formative Fähigkeit, die sich in den Dienst des aus Zellen erzeugten Ich setzt, sei dasselbe Tier oder Pflanze. Die Summe dieser Fähigkeit macht trotz der Autonomie der Zelle die höchsten Lebensformen dennoch erhaben über die Zelle, wie unser Planet vollendet ist gegenüber einem Haufen von Urnebelatomen. —

Die ersten Teilebenen, durch welche das Ei in zwei, vier und acht Zellen zerfällt, stimmt bei einzelnen Tierarten ziemlich genau mit den drei Hauptebenen überein, welche man durch den Körper der bilateralsymmetrischen Tiere hindurchlegt. In manchen Fällen stimmt die erste, in anderen Fällen die zweite Teilebene mit der Medianebene des werdenden Wesens überein (Nematoden, Ascidien, Rana, Triton). Bei manchen Tierarten ist es sogar möglich, noch vor der ersten Teilung dem Ei anzusehen, wie später der Embryo in demselben orientiert sein wird. So wird die Längsachse von ovalen oder langgestreckten Eiern auch stets zur Längsachse des Embryo und zuweilen lässt sich bei ihnen aus kleineren Unterschieden in der Substanzverteilung, in der Pigmentierung und aus anderen Merkmalen bestimmen, an welcher Seite der Längsachse Kopf- und Schwanzende zu liegen kommen werden und welche Flächen des Eies sich zur Rücken- und Bauchfläche gestalten werden.

Für das Hühnerei kann man sogar, ohne die Kalkschale zu öffnen, nach einer von Kupffer, Koller, Gerlach und Duval aufgestellten Regel mit grosser Wahrscheinlichkeit angeben, was für eine Lage der sich entwickelnde Embryo einnehmen wird. Wenn man ein Ei so vor sich hinlegt, dass der stumpfe Pol nach links, der spitze nach rechts sieht, so zerlegt eine die beiden Eipole verbindende Linie die Keimscheibe in eine dem Beobachter zugekehrte Hälfte, welche zum hinteren Ende des Embryo wird und in eine vordere, welche sich zur Kopfhälfte entwickelt.

Durch diese überraschenden Wahrnehmungen haben manche Forscher gehofft, auf dem Wege rückläufiger Beobachtung den Ort für die Anlage eines jeden Organs im unbefruchteten oder mindestens in dem eben befruchteten Ei räumlich zu bestimmen. Man könnte sich ja denken, dass die Keimchen oder die Micellen als virtuelle Träger bestimmter Potenzen die besondere Organanlage enthielten. Eine unsichtbare Organisation läge sonach im Ei, welche schon in den allerersten Anfängen die Moleküle für Kopf und Schwanz und Arm und Beine enthielte. Diese Hypothese stösst aber auf grosse Schwierigkeiten, wie neuere Experimente gezeigt haben. Befruchteten Eizellen mancher Tiere kann ein Teil ihres Inhaltes entfernt werden und dennoch entsteht ein normaler Embryo. Man kann ferner bei manchen Tieren die ersten Teilhälften eines Eies trennen, jede Eihälfte entwickelt sich weiter und liefert einen normalen Embryo, aber nur von halber Grösse, da er sich aus der halben Sub-

stanzmasse des normalen Eies gebildet hat. Man hat so aus einem einzigen normalen Ei eines Seeigels oder einer Meduse, eines Amphioxus oder eines Frosches zwei Seeigel- oder Medusenlarven, zwei Amphioxus- oder zwei Froschembryonen künstlich herangezüchtet. Solche Thatsachen sind unvereinbar mit der Annahme einer strengen Sonderung und Richtung der Substanzen in dem eben befruchteten Ei. Das Tier wird, es ist das Produkt des Eies, in welchem nicht ein einziges von dem bei dem ausgewachsenen Tiere sichtbaren Gebilden existiert. In diesem Ei entstehen die verschiedenen Gewebe und Organe durch einen allmählichen Entwickelungsvorgang. Seine Untersuchung stellt die Aufgabe der Ontogenie dar und sie wird durch die festgestellten Thatsachen ein Hauptkriterium aller morphologischen Spekulationen.

c) Amitosis oder Teilung von Zellen ohne Auftreten der Zellenteilungsfiguren (gr. *ἀ* privativum und *μίτος*, Faden).

Amitosis heissen jene Formen der Teilung, bei denen die obengeschilderten Fadenmetamorphosen dem Kern und dem umgebenden Protoplasma, die Mitosis, ausbleibt. Bei manchen niederen Organismen und in normalen Geweben (Epithel-, Wander-, Knorpel- und Bindegewebszellen) und in pathologischen Zuständen wird sie häufig beobachtet. Es fehlt die Spindelbildung, die Bildung von regelmässig geformten Chromosomen (chromatischen Fäden) und die Umlagerung dieser letzteren in bestimmter Form und Reihenfolge. Diese Zellteilung heisst auch direkte Teilung, weil die Zelle vor den Augen des Beschauers direkt in einzelne (zwei, drei und mehr) Teile getrennt wird. Im Falle mehrere Teile entstanden sind, spricht man auch von „Fragmentierung". Der Kern der Zellen, der wie bei den Leukocyten oft stäbchen- oder schleifenförmig ist, zerfällt zuerst (Fragmentierung des Kernes), der Zellenleib folgt dann nach.

Die Stellung der Amitose ist noch nicht klar. Sie wird bald für eine ganz verschiedene Form der Zellteilung gehalten und strenge gesondert, bald für nicht prinzipiell verschieden erklärt[1]).

d) Wachstum und Regeneration in Verbindung mit dem Prozess der Zellteilung.

Das Wachstum findet an allen Orten im Leibe des Embryo statt unter den Erscheinungen der Mitose. Wo sie auftritt, vermehren sich die Zellen und dadurch tritt eine Vergrösserung des Organes ein. Das Wachstum findet in einem Organ an mehreren Stellen gleichzeitig statt, welche zerstreut liegen. Oft sind bestimmte Partien des Organes bevorzugt, wovon später Beispiele folgen. Aus der Stellung der Kernspindel lässt sich die Wachstumsrichtung eines Organes erkennen. Die Teilung

1) Vom Rath, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57. 1893 und Biol. Centralbl. Bd. 14. 1894. Rabl, H., Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 45. 1895. Flemming, Morphol. d. Zelle. Referat in den Ergebnissen von Merkel und Bonnet 1896.

erfolgt senkrecht zur Längsachse der Kernspindel (Figg. 23 und 24). Die neuentstandenen Tochterzellen entfernen sich von einander in der Richtung der Längsachse. Es kann auch die eine an der Stelle bleiben, während sich die andere entfernt. — Denkt man sich die Zellen der Figg. 23 und 24 nicht, wie in den Abbildungen senkrecht, sondern quer gestellt, so erfolgt die Zunahme des Organes in einer anderen Richtung, welche zu der in der Abbildung sichtbaren in einem Winkel von 90° gedreht ist. So sind viele Wachstumsrichtungen erkennbar je nach der Richtung der Spindel. Nach allen Erfahrungen führt nur die normale Mitose zu dem regelmässigen Wachstum. Dadurch wird sie zu einem morphologischen und physiologischen Ereignis ersten Ranges. Ihre Bedeutung ist eine universelle, seitdem nachgewiesen ist, dass auch das Wachstum der Pflanzen denselben Regeln unterworfen ist, dass also dieser Prozess schon seit der Schöpfung der Pflanzen seine grosse Rolle spielt.

Die Regeneration, der Wiederersatz verlorener Teile, vollzieht sich nach derselben Regel. In dem Epithel der entzündeten Frosch- und Kaninchencornea wurden bei der Ergänzung des zerstörten Epithels mitotische Figuren in grosser Menge beobachtet (Eberth); ebenso in der Haut (Unna). In malignen Geschwülsten findet ebenfalls Zellvermehrung unter den Zeichen der Mitose statt, allein sie ist unregelmässig (Drei- und Vierteilung). — Die Pflanzen regenerieren sich auch in fast unbeschränktem Grade. Allein die Fähigkeit der Regeneration wird mit der höheren Organisation beschränkt. Viele Würmer ergänzen das verlorene hintere, andere auch das verlorene vordere Körperende; Schnecken die abgeschnittenen Fühler und Augen, Salamander und Tritonen ein verlorenes Bein. Bei den höheren Wirbeltieren und dem Menschen tritt eine noch grössere Beschränkung ein. Kein abgeschnittener Finger regeneriert sich mehr. Die Regeneration beschränkt sich auf das Heilen der Wunden. Hierbei wird Epithel nur von Epithelzellen regeneriert, Bindegewebe von Bindegewebszellen, Muskeln von Muskelzellen. Die Nachkommen der ersten Furchungskugeln haben sich differenziert und verschiedene Eigenschaften ausgebildet; die Ersatzfähigkeit ganzer Organe ist aber verloren gegangen. Nur das Teilungsvermögen ist noch den spezialisierten Zellen erhalten geblieben unter dem Prozess der Mitose.

II. Die Keimblase (Vesicula blastodermica) mit dem Fruchthof (Area embryonalis), von aussen betrachtet.

Die Gliederung des Fruchthofes beginnt: Primitivstreif, Primitivrinne und Primitivwülste; Medullarrinne und Medullarwülste; Stammzone und Parietalzone treten auf.

Nach der Dotterfurchung stellt das Ei der Säuger und des Menschen eine mit Urlymphe gefüllte Blase dar. Die Embryonalzellen haben sich

nämlich innerhalb der Eihülle zu einer zusammenhängenden Lage geordnet und umschliessen

1. die mit Urlymphe gefüllte Keimblase, Vesicula blastodermica,
2. einen kleinen Haufen von Embryonalzellen, Embryonalfleck Macula embryonalis, der an einer Stelle der Blase festhaftet und bei der Betrachtung von aussen als ein heller Fleck erkennbar ist (Fig. 18).

Unter Vermehrung der Embryonalzellen entsteht sodann an der Stelle des Embryonalfleckes erst eine rundliche, dann eine ovale Scheibe, der Fruchthof Area embryonalis (Figg. 26 und 27). Er besteht anfangs aus den schon oben erwähnten Blättern: dem äusseren Keimblatt, Ektoderm und dem inneren Keimblatt, Entoderm. Diese beiden Blätter sind von einander trennbar. Der zukünftige Embryo hat sich aus den Embryonalzellen zunächst in der Form von „Keimblättern" differenziert, welche

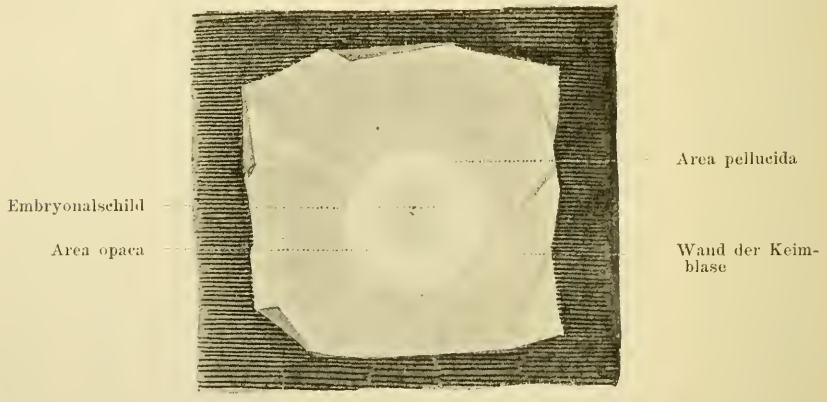


Fig. 26.
Runder Fruchthof einer Keimblase vom Kaninchen, aufgeschnitten und auf schwarzem Untergrund ausgebreitet. 30 mal vergr.

als die primitiven bezeichnet werden. Alle Metazoen haben zunächst diese beiden primitiven Keimblätter. Schon jetzt repräsentiert das äussere Keimblatt im wesentlichen das primitive Integument und überdies die empfindende Schichte. Aus ihr gehen die Oberhaut (Hornschichte) und das Nervensystem mit den Sinnesorganen hervor. Das Entoderm ist im wesentlichen die verdauende und absondernde Schichte, und lässt die Epithelauskleidung des Darmrohres und der mit ihr zusammenhängenden Drüsen entstehen. Diese Regel herrscht durch das ganze Tierreich, soweit Keimblätter für den Aufbau in Betracht kommen.

Die erste Keimblase dieser Art vom Menschen, welche bei äusserer Betrachtung einen Fruchthof zeigte, ist von Reichert beschrieben und abgebildet worden (Fig. 28).

Solche Keimblasen sind von der Grösse einer Erbse, dabei etwas abgeplattet: messen 4—6 mm im grössten Durchmesser und 2—3 mm im kleinsten Durchmesser. Sie sind in der Mittelzone, zwischen den Polen, mit einem Mantel von kleinen aus Zellen bestehenden Zotten bedeckt. Dieser Zottenmantel rührt samt der äusseren Zellenhülle der Keimblase von dem primitiven Ektoderm her. In dem Innern der Zotten erscheint bald Mesoderm in Form embryonaler Bindesubstanz, ebenso wie an der innern Oberfläche der Zellenhülle der Keimblase.

An den Keimblasen der Säuger, die zumeist zur Untersuchung verwendet werden, lässt sich bei durchfallendem Licht auf der Area embryonalis bald eine dunkle innere und eine helle äussere Zone unterscheiden (Fig. 26). Bei auffallendem Lichte ist das Verhalten umgekehrt.

Fig. 27.
Ovaler Fruchthof mit einem Teil der Umgebung, von der Keimblase losgeschnitten. 30 mal vergr.

da erscheint die Mitte weiss und der Rand dunkel wegen der verschiedenen Durchgängigkeit des Lichtes durch die Zellen. Bei den Insektivoren und den Schafen ist das bei durchfallendem Licht dunkle, innere Feld von einer mehrfachen Schichte von Zellen im Ektoderm hergestellt: diese lässt weniger Licht hindurch als der dünne Rand und so erscheint das innere Feld dunkel. Untersucht man bei auffallendem Licht, so reflektiert diese mehrfache Schichte das Licht stärker und so erscheint das Centrum hell. Dieses dunkle Feld liegt beim Kaninchen etwas uhrschalenförmig erhöht, man hat es deshalb auch Schild genannt — lauter Zeichen, dass auf diesem kleinen Terrain jene weiteren Bildungen eintreten, welche die Körperanlage des Embryo begleiten.

In dem hellen Teil des Fruchthofes sind die zwei, um diese Periode vorhandenen Zellenschichten nur aus je einer einzigen Lage bestehend und bei durchfallendem Licht deshalb hell. Jenseits dieser Area pellucida bildet sich einige Stunden später wieder ein dunkleres Gebiet, der

Mesodermhof (namentlich beim Schaf sehr deutlich). Dort taucht zunächst in Form von spindelförmigen und dreieckigen Zellen das „periphere Mesoderm“ auf.

Von dieser Entwickelungsstufe des Menschen sind noch sehr wenige Früchte zur Beobachtung gelangt, und diese — acht an der Zahl — verteilen sich auf den grossen Zeitraum von 50 Jahren!! Manche von den Objekten waren krank oder ungenügend konserviert, und so konnten die Fortschritte der Embryologie nur durch eingehende Beobachtungen an den Tieren geleitet werden. Immerhin hat schon dieses spärliche Menschenmaterial wertvolle Aufschlüsse gebracht[1]).

Der ovale Fruchthof (Fig. 27) erhält demnächst einen dunkeln Streifen, Primitivstreifen genannt. Dieser verbreitet sich, sinkt dann in der Mitte der Länge nach, rinnenförmig ein, wodurch auf ihm eine helle Linie hervortritt, die Primitivrinne, welche nun von zwei Wülsten begrenzt ist, den Primitivwülsten (Fig. 29).

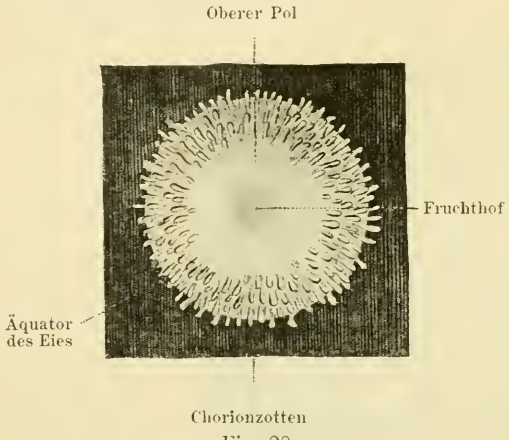


Fig. 28.
Keimblase vom Menschen. 6 mal vergr. Nach Reichert.

Das Auftreten des Primitivstreifens ist durch eine stärkere Vermehrung der Embryonalzellen in der Längsachse des Ovales bedingt. Die Verdickung durch Zellen kehrt in den Primitivwülsten wieder, sobald neben der Rinne die Wülste hervorgetreten sind. Die ganze auch später noch fortschreitende Verdickung des Fruchthofes im Bereich des Primitivstreifens hat den Namen Achsenplatte erhalten, dieselbe wird später in den tiefen Schichten durch die Chorda dorsalis ausgezeichnet.

Am vorderen Ende des Primitivstreifens tritt bald ein schmaler trüber Streifen, der Kopffortsatz auf, der der Achse entlang zieht und nun auch den vorderen Abschnitt des ovalen Embryonalfleckes in eine rechte und linke Hälfte trennt. Er ist jedoch sehr schwer zu sehen, und deshalb lange Zeit der Beobachtung entgangen.

Der Primitivstreif ist bei den Vögeln (Huhn, noch besser Ente) besonders schön zu beobachten wegen der Grösse des Objektes. Namentlich sind die

[1]) Die Litteratur über diese Entwickelungsstufe des Menschen enthält folgende Abhandlungen: Wharton-Jones, Philosoph. Transactions. p. 39. 1837. Reichert, Verh. d. Berliner Akad. 4°. 1873. Breuss, K., Wiener med. Wochenschr. S. 502. 1877. Beigel und Löwe, Arch. f. Gynäk. Bd. 12. S. 421. 1877. Ahlfeld, F., Ebenda. Bd. 13. 1878. Schwabe, Dissert. Berlin 1879. Bruch, Abhandl. der Senkenbergschen Ges. Frankfurt Bd. 4 u. 6. Kollmann, J. Arch. f. Anat. 1879. Mit 2 Taf. Leopold, G., Uterus und Kind. Leipzig 1897. 8°. Mit Atlas von 30 Taf., Fol.

allerersten Anfänge erkennbar. Nach den ersten Stunden der Bebrütung taucht nämlich an der hinteren Grenze der Keimscheibe eine dunklere Stelle auf, welche wegen ihrer Form Sichel genannt wird. In ihrer Mitte entsteht eine kleine Rinne, die Sichelrinne und in ihrer Mitte eine Verdickung: Sichelknopf (Fig. 30). In den folgenden Stunden wächst dieser Sichelknopf sehr stark in die Länge und vergrössert sich zu einer streifenförmigen Trübung. Das ist die erste Anlage des Primitivstreifens.

Eine verwandte Erscheinung, wie diejenige der Sichel an dem Fruchthof des Huhnes, ist auch an dem ovalen Fruchthof des Kaninchens gesehen worden und ist vielleicht eine allgemeine Erscheinung bei allen Eiern mit Nahrungsdotter. Vor dem Primitivstreifen taucht in dem noch übrigen hellen Feld der Keimhaut die Gestalt eines Halbmondes auf, der seine Konkavität gegen den Primitivstreifen wendet, Lunula genannt.

Die Primitivrinne ist an einer Stelle erweitert und wallartig verdickt (Fig. 31). Dort bildet sich die äussere Öffnung eines Kanales, der als

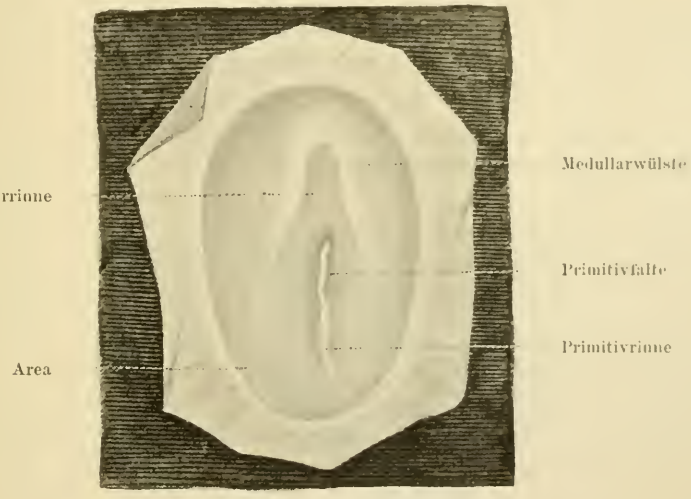


Fig. 29.
Embryonalfleck vom Kaninchen, losgeschnitten von der Keimblase und auf schwarzem Hintergrund liegend. 28 mal vergr.

neurenterischer Kanal (Canalis neurentericus) bezeichnet wird. An einem menschlichen Embryo von 2 mm Länge, noch ohne Herz und ohne Urwirbel, wurde er ebenfalls aufgefunden, unter denselben Verhältnissen, wie bei den Tieren. Der Schluss von der Embryologie der Tiere auf das Verhalten menschlicher Entwickelung hat sich durch diesen wichtigen Fund als vollkommen berechtigt erwiesen. Der Kanal ist 0,024 mm weit (Fig. 31). Er entwickelt sich vom Ektoderm nach dem Entoderm hin, durchsetzt die Medullarplatte und mündet (bei Säugetieren oft auf Umwegen, bei den Reptilien und bei den Menschen mehr direkt) auf dem Entoderm aus, verbindet also die äusserste (Ektoderm) Schichte mit der innersten, dem Entoderm, freilich nur während der frühesten

Periode des embryonalen Lebens, denn er schliesst sich bald wieder. Dieser Kanal stellt ein altes Erbe dar, vielleicht ebenso alt, als das der Chorda. Er besteht schon bei dem Amphioxus, bei den Knorpelfischen, den Amphibien und zwar bei all diesen tiefstehenden Formen als ein direkter Zusammenhang zwischen dem Medullarkanal und dem Entoderm an dem hinteren Körperende. Später schliesst sich der Gang, und Nerven- und Darmrohr sind dann von einander getrennt. Bei dem Vogel (namentlich bei dem Strauss, der Krähe und der Ente) ist die Primitivrinne ebenfalls durchbrochen und die Umgebung knopfartig verdickt. In dem Beginn der Verdickung ist dann der Canalis neurentericus entdeckt worden. Sehr deutlich ist dieser Kanal auch bei den Reptilien, jedoch von anderer Form.

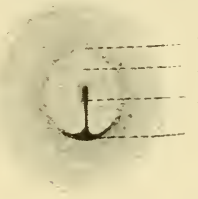


Fig. 30.
Keimscheibe eines Hühnereies in den ersten Stunden der Bebrütung. Nach Koller aus Hertwig.

In demselben vorderen Gebiet des Embryonalfleckes entsteht eine breite Rinnenbildung, welche beinahe bis zu dem vorderen Ende reicht, sich ausdehnt und daselbst gerundet abschliesst (Figg. 29 und 31). Es ist dies die Medullarrinne. Ihre gleichfalls erhabenen seitlichen Ränder, die Medullarwülste, laufen hinten gegen die Primitivrinne aus und fassen ihren Rand so zwischen sich, dass Medullarrinne und Primitivrinne sich nicht unmittelbar ineinander fortsetzen, obwohl sie in einer und derselben Körperachse liegen (Fig. 31). Beiderlei Bildungen nehmen nun einen differenten Entwickelungsgang. Die Medullarrinne, welche anfänglich nur in der vorderen Hälfte des Fruchthofes (als Lunula) bestand, erstreckt sich unter fortschreitender Vergrösserung samt den begrenzenden Wülsten auf die hintere Hälfte, während die Primitivrinne und ihre Wülste im Wachstum nur sehr langsam fortschreiten. Der hintere Abschnitt des Fruchthofes bildet sich zunächst überhaupt langsam weiter im Vergleich zu dem vorderen. Hier nehmen vor allem die

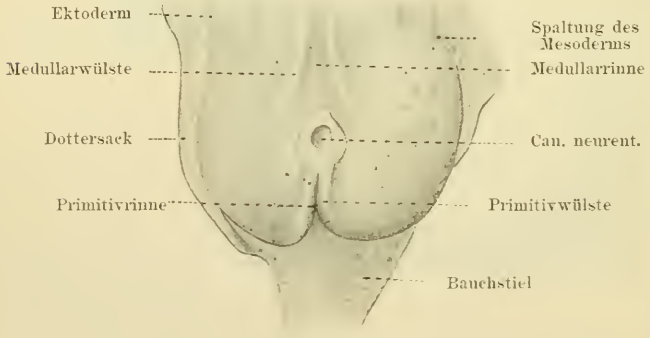


Fig. 31.
Menschliche Keimhaut mit offener Medullarrinne von 3 mm Länge, hintere Hälfte. 30 mal vergr. Dorsalfläche. Nach Graf Spee.

Medullarwülste rasch an Umfang zu, die Medullarrinne erweitert sich namentlich am vorderen Ende und wird zur Anlage des Gehirns, der sich unmittelbar anschliessende Teil, zur Anlage des Rückenmarkes. In dieser Rinne hat man also das ganze centrale Nervensystem in seiner frühesten Form vor sich. Die Medullarrinne hat sich aus dem äusseren Keimblatt (dem Ektoderm) abgetrennt. Das für die Herstellung des Centralnervensystems gesonderte Gebiet wird wegen seines Verhaltens auf Durchschnitten, auf denen es als Platte mit ganz spezifischen Eigenschaften erscheint, auch als Medullarplatte bezeichnet. Allein so streng diese Sonderung auch auftritt, so ist sie doch nur durchgreifend für die Anlage des Centralnervensystems. Der seitliche Teil des Ektoderm, auch Hornblatt benannt, weil aus ihm die Oberhaut des Körpers samt den Horngebilden und den Hautdrüsen hervorgeht, liefert doch auch noch nervöse Apparate und zwar manche Endapparate sensibler Nerven. Dadurch bekunden sich auch noch in späteren Entwickelungsstadien innige Beziehungen zwischen den Abkömmlingen der Ektodermzellen und denjenigen der Medullarplatte.

Unterdessen ist zwischen den beiden ersten Keimblättern, dem Ektoderm und dem Entoderm noch ein drittes Keimblatt entstanden, das Mesoderm, das anfangs nur die centralen Teile des Fruchthofes einnimmt, sich jedoch allmählich über den ganzen Fruchthof ausdehnt. Es ist dies ein weiterer wichtiger Fortschritt, ein neues Blatt für den Aufbau wichtiger Organe des Wirbeltieres. Damit bekundet sich der Embryo als ein Glied am Stamme der Metazoën, deren Charakter darin besteht, dass die auf einer gewissen Entwickelungsstufe angelangten Tiere immer aus drei Schichten oder Lagen von Zellen bestehen, die wir mit dem Namen Ektoderm, Mesoderm und Entoderm bezeichnen. Zu den Metazoën gehört die ungeheure Mehrheit des Tierreiches. — Das Mesoderm trägt durch seine Dickenzunahme wesentlich dazu bei, dass sich der Embryo nach und nach aus der Ebene des Embryonalfleckes erhebt. Dabei hat er Biskuit- oder Sohlenform angenommen, welche die wichtige Unterscheidung des vorderen und des hinteren Rumpfabschnittes andeutet (Fig. 32).

Mesoderm.

Metazoën.

Auf dem biskuitförmigen Fruchthof erscheint nunmehr eine neue Eigentümlichkeit, nämlich die von dem mittleren Keimblatt herrührende Stammzone (Fig. 32). Sie umzieht die unterdessen verlängerte Medullarrinne als ein symmetrisch angeordneter Streifen. Die Stammzone enthält die erste Grundlage für die gesamte dorsale und ventrale Stammesmuskulatur in dem reifen Wirbeltierkörper und den dazu gehörigen Teilen. So lange der Kopf noch keine Selbständigkeit erlangt hat, ist die Stammzone vorn am breitesten und verschmälert sich etwas nach hinten, dort wo die ersten Urwirbel auftauchen, um an dem hinteren Körperende wieder an Ausdehnung zu gewinnen. Die Säuger, die Sauropsiden,

Stammzone.

die Amphibien und die Selachier verhalten sich mit unwesentlichen Modifikationen hierin völlig gleich. Am stärksten ist diese Erscheinung bei dem Menschen ausgeprägt, wie die bisher beobachteten Embryonen erkennen lassen. Die Einschnürung ist so stark, dass vorderer und hinterer Rumpfabschnitt wie durch eine schmale Brücke verbunden sind[1]) (Fig. 32). Die Stammzone ist durch eine helle Linie von einem anderen, unmittelbar folgenden breiten Streifen getrennt, der Parietalzone

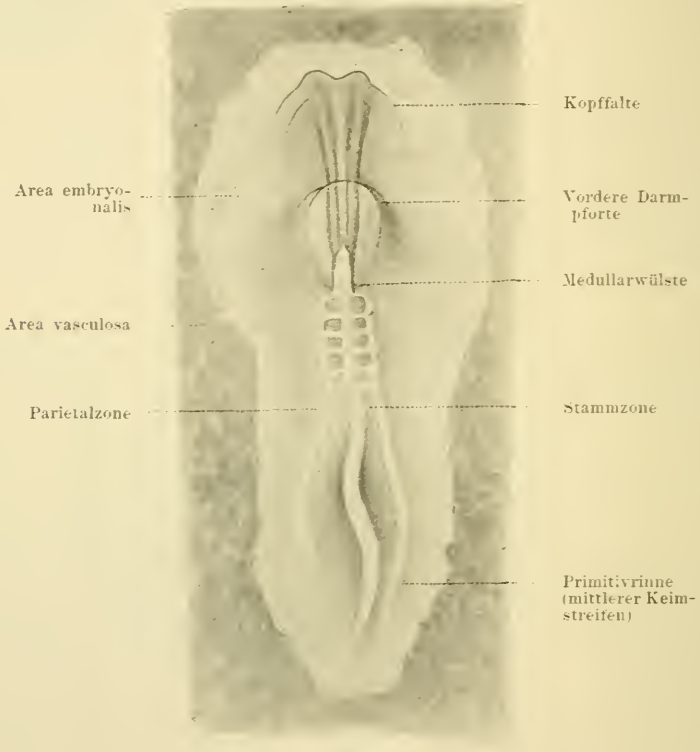


Fig. 32.
Keimscheibe mit 5 Urwirbeln vom Hühnchen.

Parietalzone

genannt wird (Fig. 32). Aus dieser Zone bildet sich, wie später erkennbar wird, der parietale Abschnitt des cylindrischen Wirbeltierkörpers. Die Parietalzone wird ihrerseits lateral scharf begrenzt durch einen hellen Hof der Area embryonalis, am deutlichsten bei den Sauropsiden (Fig. 32, Keimhaut vom Hühnchen). Er hat anfangs die Form eines vorn schmalen, nach hinten aber breiten hellen Saumes, der die eigentliche Körperanlage des Embryo von der übrigen Keimblase und den auf ihr hervortretenden Bildungen trennt.

[1]) Namentlich der von Spee beobachtete Embryo. Fig. 33, allein auch bei Fig. 32 ist dieselbe Erscheinung erkennbar.

Von nun an wird von einem Embryo gesprochen und von einem Dottersack, während früher nur die Keimblase in Betracht kommen konnte, denn jetzt, durch das Auftreten des hellen Hofes der Area pellucida, ist für jedes Auge das eigentliche Gebiet des Embryo von dem Dottersack unterscheidbar. Der Embryo ist zwar noch sehr unvollkommen und hat noch keinerlei Ähnlichkeit mit einem Wirbeltier; allein das Entscheidende für die Bezeichnung ist die zunehmende Selbständigkeit des werdenden Organismus, die Zusammensetzung aus drei Blättern, einer Chorda, und den eben erwähnten Zonen. Der Ausdruck Embryo ist nicht gestattet, so lange die Körperanlage nur einen unbestimmten Teil der Keimhaut darstellt und ohne bestimmte Grenze ist. Mit der Umgrenzung des Fruchthofes ist aber die Herrschaft des zukünftigen Wesens über die Keimblase entschieden. Der Embryo bedarf zwar derselben noch immer, denn mit ihrem Amnion (Schafhaut) und mit ihrem Chorion (Zottenhaut) hat er sich umhüllt, und aus einem anderen Teil der Keimblase empfängt er noch teilweise sein Blut, allein die Hauptabschnitte seiner Körperform sind jetzt angedeutet.

Embryonal. Ausserembryonal.

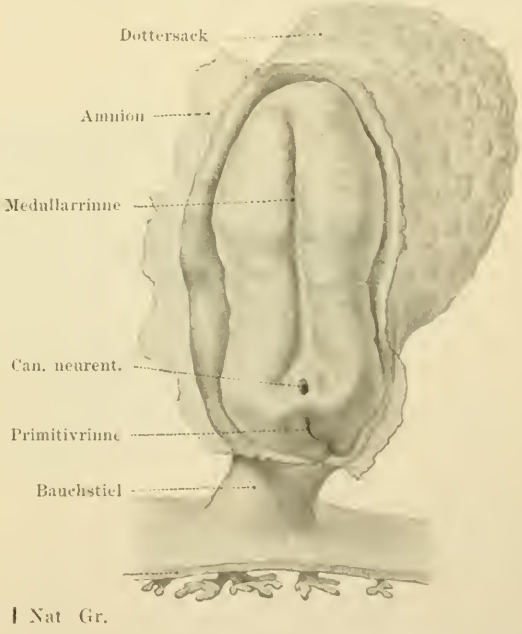


Fig. 33.

Menschlicher Embryo mit schuhsohlenartiger Keimhaut, mit Medullarfurche und Medullarwülsten, ohne Urwirbel. Das Amnion geöffnet. Länge 2 mm. Dorsalansicht. 30 mal vergr. Nach Graf Spee. (Rekonstruktion.)

Dieser Gegensatz auf der Keimhaut, der in dem Wort embryonal und in dem Wort ausserembryonal hervortritt, besteht in Wirklichkeit schon auf dieser frühen Entwickelungsstufe. Der Embryo ist jetzt erkennbar, er ist die Hauptsache der Keimhaut. Die Individualität erhebt sich aus der Keimblase, und andere Teile derselben liegen zu dem Embryo ausserembryonal, wie der Dottersack, der Bauchstiel, das Amnion und das Chorion.

So zusammengesetzt auch der innere Bau eines ausgewachsenen Wirbeltieres ist, so einfach und nach allen Richtungen gleichmässig ist der Fortgang der Ausbildung in der ersten Zeit. Zuerst die Scheidung in die Dicke als äusseres, mittleres und inneres Keimblatt. Dann folgt eine Differenzierung in der Fläche in eine Achse, die Chorda, zu deren Seiten eine

doppelt symmetrische Entwickelung die Stamm- und Parietalzone hervorruft. Gleichzeitig entsteht auch eine Differenzierung in der Länge, insofern ein Vorn und Hinten sich bemerkbar macht. Auf dieser frühen Stufe der Entwickelung, die noch ein durchaus unbestimmtes und unvollkommenes Gepräge an sich trägt, ist dennoch schon die ganze Zukunft des späteren Organismus enthalten und zwar innerhalb ganz bestimmter Gebiete dieses ovalen Fruchthofes (Fig. 29); denn durch die lange Achse des Ovales ist über die Stelle der späteren Körperachse und damit über rechts und links entschieden. Der stumpfe Teil des Ovales bezeichnet schon von Anfang an die Stelle, auf welcher der vordere Rumpfabschnitt auftaucht, der spitze Teil des Ovales bezeichnet das Gebiet für den hinteren Rumpfabschnitt; es lässt sich ferner die Anlage des Centralnervensystems, der Stammzone (der Rückenplatten) und der Parietalzone (der Bauchplatten) erkennen.

Diese Einsicht ist nicht durch das Studium menschlicher Entwickelungsstufen gewonnen worden, sondern durch die Beobachtung der Keimblase bei den Tieren. Was aber bisher vom Menschen aus so früher Zeit gesehen wurde, zeigt seinen Körperaufbau derselben Regel unterworfen.

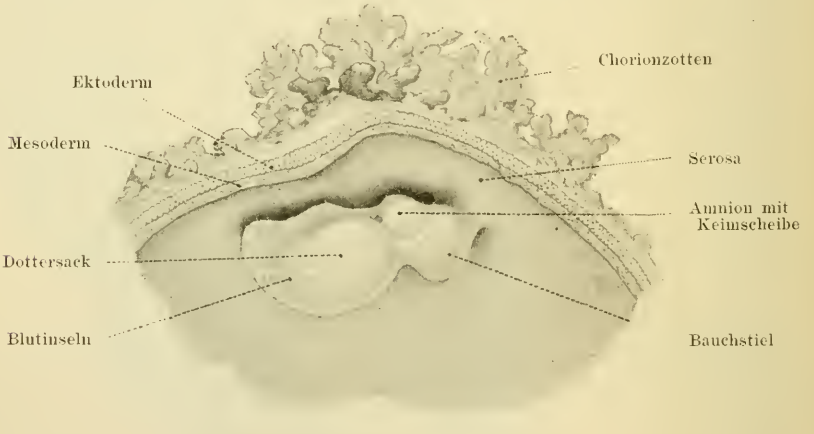


Fig. 34.

Menschliches Ei mit ovaler Keimscheibe und seine Befestigung an der Innenfläche des Chorion. Länge 0,4 mm. 24 mal vergr. Nach Graf Spee.

Eine menschliche Embryonalanlage, die sich an das Reichertsche Ei (Fig. 28) anschliesst, hat die Form eines Zapfens, der an der inneren Seite des Chorions festhaftet. Der Dottersack ist gross und mit Blutinseln besetzt, dann folgt die Amnionsblase mit der Keimscheibe und dann ein derber Strang, der Bauchstiel. Alle diese Teile, rundlich, prall, schwimmen in der serösen Flüssigkeit der serösen Höhle, die im Vergleich sehr ansehnlich ist (Fig. 34). Die Membran der serösen Höhle besteht schon aus Mesodermzellen, welche dem Ektoderm des jungen Chorion innig anliegen. Das Chorion trägt schon verzweigte Chorionzotten. Die innere Organisation eines solchen menschlichen Eies zeigt eine ovale Keimscheibe mit medianer Furche: die Länge beträgt 0,37 mm, die Breite 0,23 mm. Das Ektoderm stellt eine einfache Zellenlage dar,

die aber in der Mitte sehr hohe Zellen (von 0,035—0,04 mm) aufweist. Das Ektoderm ist der Medianlinie entlang sanft geknickt, hat also eine seichte Rinne, die Primitivrinne. Das Mesoderm bildet die zweite Lage der Keimscheibe, das Entoderm in einfacher Schichte die dritte Lage. Noch fehlt die Differenzierung der Medullarplatten und der Chorda, ferner der Canalis neurentericus. Daraus ergiebt sich, dass nur die Region des Primitivstreifens entwickelt ist. Der Dottersack ist schon bedeutend gewachsen (Figg. 34 und 35) und besteht innen aus einer einfachen Lage von Entodermzellen. Das bedeckende Mesoderm hat gegen die Spitze des Dottersackes hin grössere Blutinseln: kleinere erstrecken sich bis in die Nähe der Keimscheibe. Vom Dottersack aus setzt sich ein 0,41 mm langes, blind endigendes Divertikel, der Allantoisgang in den Bauchstiel hinein. Dieser Gang liegt am Kaudalende der Keimscheibe (Fig. 35). An dieser Embryonalanlage treten besonders auffallend

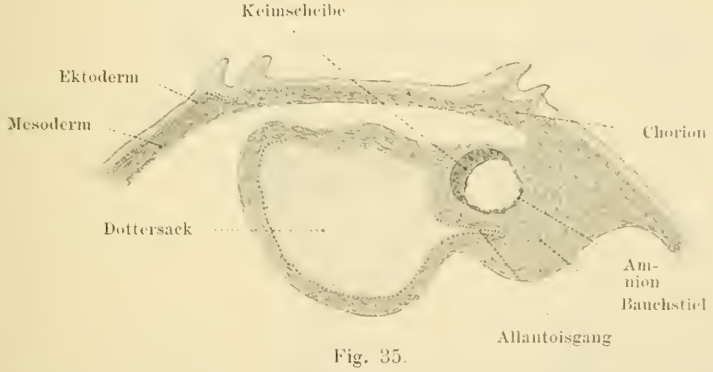


Fig. 35.

Menschliches Ei der Fig. 34, im Durchschnitt. 24 mal vergr. Nach Graf Spee.

die Anhangsbildungen hervor. Die Zellen, welche direkt zum Aufbau des Embryo dienen, sind auf einen kleinen Raum im Innern der Amnionsblase beschränkt; jene aber, welche die schützenden Hüllen ausmachen, sind über grosse Flächen verbreitet. Das Ektoderm bedeckt die ganze Embryonalanlage und hat zahlreiche Zotten hergestellt, es kleidet überdies die Amnionblase aus. Das Mesoderm in der Keimscheibe selbst nur eine unbedeutende Lage, hat sich schon als Serosa an die innere Fläche des Chorion gelegt, überzieht den Dottersack und hat den Bauchstiel hergestellt. Das Entoderm endlich hat die innere Schichte des Dottersackes ausgekleidet und schickt sich soeben an, den Allantoisgang in den Bauchstiel vorzutreiben. — Die Schutzvorrichtungen für den Embryo entwickeln sich ungemein rasch. Die erste Anlage des Mesoderm beginnt schon bei dem Ei von wahrscheinlich kaum einem halben Millimeter Grösse und nimmt sofort einen bedeutenden Umfang an.

Dieses menschliche Ei ist von Spee beschrieben (Arch. f. Anat. 1896) und sind die folgenden Masse angegeben worden:

Die Fruchtkapsel oval	9	mm lang,	$6^1/_2$ mm breit,
Durchmesser der Höhle der Fruchtkapsel .	7	„ „	$5^1/_2$ „ „
Eidurchmesser	6	„ „	$4^1/_2$ „ „
Dicke des Chorion	0,09	„ „	
Zottendicke an der Wurzel	0,16 mm	— 0,18 mm.	

Ein zweites menschliches Ei, etwas weiter in der Entwickelung fortgeschritten, lässt die Differenzierung des Ektoderm in Form der Medullarrinne (Fig. 33) deutlich hervortreten und dazu den schon oben erwähnten Canalis neurentericus (Figg. 31 und 33), den man auch als Blastoporus bezeichnen kann, nachdem jetzt seine Herkunft aufgeklärt

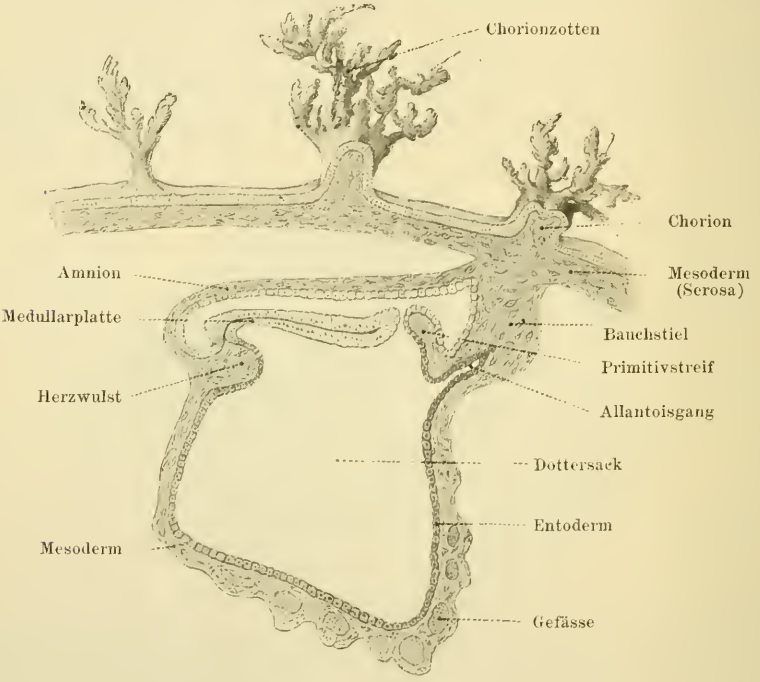


Fig. 36.

Medianschnitt durch das menschliche Ei von Fig. 33. Nach Graf Spee.

ist. Der in den Eihüllen liegende Embryo kehrt den Rücken dem Chorion zu und sitzt mit dem Schwanzende durch einen Bauchstiel daran fest. Amnion und Dottersack sind bereits vorhanden (Fig. 36), durch das Amnion hindurch ist die Keimscheibe sichtbar, die sich konvex in die Amnionshöhle vorwölbt. Ihr Umriss ist birnförmig, an einer Stelle jedoch etwas eingeschnürt. Der Umriss der Medullarplatten ist biskuitförmig und im Verhältnis zu einer Amnioten-Keimscheibe sehr ansehnlich. Das kaudale Ende der Keimscheibe ist fast rechtwinkelig, ventralwärts umgebogen und von oben, nur stark verkürzt, sichtbar. Es zeigt die Primitivrinne zu beiden Seiten kleine Erhebungen, die Primitivwülste (Fig. 33). Urwirbel fehlen noch.

Die Fruchtkapsel des Uterus, in welcher das Ei lag, war leicht oval. Die Durchmesser betrugen 10 : 11 mm. Das Ei selbst war dicht mit Zotten besetzt, ebenfalls oval 8,5 : 10 mm. Der Innenraum desselben betrug 7,5 : 8 mm.

Der Durchschnitt (Fig. 36) giebt einen Teil des Chorion mit verzweigten Zotten, innen bedeckt von der Serosa, mittelst des Bauchstieles an dem Chorion hängend; die Keimblase, mit einem ansehnlichen Dottersack, auf dessen Oberfläche bereits Querschnitte von Blutgefässen sichtbar sind. Auf dem Dottersack ruht, in breiter Verbindung mit ihm, die Keimscheibe mit folgenden Eigenschaften: vor dem Canalis neurentericus ein ansehnlicher Teil der Keimscheibe mit der Medullarfurche; das Ektoderm ist fast im ganzen Bereich drei- bis vierschichtig. Ausgenommen ist eine schmale Zone, welche die Seite der Medullarplatten umzieht und zwischen diesen und dem einschichtigen Ektoderm des Amnion den Übergang bildet. Das Entoderm ist auf der Keimscheibe aus platten Zellen hergestellt, die in der Umgebung des Canalis neurentericus höher werden. Zwischen den beiden primären Keimblättern findet sich Mesoderm, das seitlich und vorn vom Canalis neurentericus mit verdicktem Rande dort abschliesst, wo es sich auf das Amnion und den Dottersack fortsetzt. Dort findet sich in dem verdickten Rande eine kleine Spalte, die als Perikardspalte zu deuten ist.

Hinter dem Canalis neurentericus liegt jene Abteilung der Keimhaut, die kürzer als die vordere, die Primitivrinne und zu beiden Seiten die Primitivwülste trägt. Dieses kaudale Ende der Keimhaut ist fast rechtwinkelig ventralwärts umgebogen. Es besteht aus den drei Keimblättern, von denen das mittlere in das Mesoderm des Bauchstiels übergeht, von wo es mit demjenigen der Serosa zusammenhängt (Fig. 36). Am vorderen und am hinteren Ende der Keimhaut, dort wo der Umschlag in das Amnion stattfindet, geht, wie bei allen Amnioten, das Ektoderm auf die innere Fläche des Amnion über, das von der Keimhaut nur durch einen kleinen Abstand getrennt ist (Fig. 36). Das Amnion liegt dem Embryo dicht an. Der Dottersack zieht sich unter die Keimhaut etwas hinein, der Beginn der Bildung eines Kopfdarms ist damit gegeben, der Herzwulst springt dicht unterhalb bereits stark gegen die Höhle des Dottersackes vor.

Von Grössenangaben sei hervorgehoben:

Länge der Keimhaut vor der Alkoholbehandlung 1,54 mm,
Durchschnittliche Breite von . . . . . 0,704—0,741 mm
In der Mitte und hinten . . . . . 0,665 mm.

Der Bauchstiel ist etwas schmäler.

Die Keimblase nimmt schon unter der Klasse der Säugetiere verschiedene Formen an. Bei dem Hund wird sie bald birnförmig, bei dem Schaf und dem Reh wird die anfangs runde Keimblase bald von wahrhaft überraschender Länge.

Über den bläschenförmigen Embryo des Schafes liegt eine vollständige Beobachtungsreihe vor (Bonnet). Nach der Furchung und nach Ablauf

des zwölften Tages finden sich im Uterus rundliche, durchweg zweischichtige Keimblasen mit rundem zweischichtigem Fruchthof (Keimhaut). Dann werden daraus längliche zweischichtige Keimblasen, noch immer mit rundem zweischichtigen Fruchthof. Demnächst wandeln sie sich in schlauchförmige dreischichtige Keimblasen mit ovaler dreischichtiger Keimhaut, mit fortschreitender Differenzierung bis zu dem ersten Urwirbelpaar. Das Ei wird vom 13. Tage an schlauchförmig und wächst in einer Zeit von 48 Stunden von 3 mm auf 40—50 mm Länge, also circa 1 cm per Stunde. An Eiern des Schweines ist diese schnelle Art des Wachstums noch auffallender. Man findet sie in ein und derselben Entwickelungsperiode bald centimeterlang, bald von über Meterlänge. Mit diesem frappanten Wachstum der Wiederkäuer und Dickhäutereier war auch schon C. E. v. Baer bekannt. Am 14. Tage ist der bläschenförmige Embryo beim Schaf fast ausnahmslos in das sogenannte nichtträchtige Horn hinübergewachsen, während der Embryo in dem zum ovulierenden Ovarium zugehörigen Horne liegen bleibt. Der Embryo ist dabei nicht immer genau zur Eilänge centriert, immer liegt er aber auf einer spindelförmigen Anschwellung und mit seiner Längsachse parallel der Längsachse des Eies.

Th. L. W. Bischoff, Entwickelungsgeschichte des Kanincheneies. Braunschweig 1842, — des Hundeeies. Braunschweig 1845, — des Meerschweinchens. Braunschweig 1852, — des Rehes. Giessen 1854. — Kölliker, A., Festschrift für die Universität Würzburg 1882. — Bonnet, Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Arch. f. Anat. und Phys. (Anat. Abt.) 1884. 1889. — Keibel, Entwickelung des Schweines. In Morph. Arbeiten, herausgegeben von Schwalbe. Bd. 3. 1893 u. Bd. 4. — Für die Reptilien: Mitsukuri, Journ. College of Sc. Univ. Japan. Vol. 10. 1896.

III. Keimblase, innerer Bau.

Die beiden primären Keimblätter, Ektoderm und Entoderm. Herkunft des Entoderm und Gastrulation. Homologie der primären Keimblätter. Fundamentalorgane. Urkeimblatt, Blastosphäre und Keimblase.

Aus dem Embryonalfleck gehen bei den Säugern zwei durch einen Spalt getrennte Keimblätter hervor. Die äussere Lage heisst äusseres (oberes) Keimblatt, Ektoderm, die tiefere (untere) heisst inneres Keimblatt, Entoderm.

Das Ektoderm besteht aus mehreren Lagen kubischer Zellen (Schaf, Maulwurf, Schwein) (Fig. 37), welche aber bald etwas cylindrisch werden. Sie sind mit vielkörnigem Protoplasma gefüllt, deshalb reflektieren sie das Licht stark. Sie nehmen anfangs nur den centralen Teil der Keimblase ein, der weiss erscheint und Fruchthof, Area germinativa[1]), genannt wird. An der Grenze desselben nehmen die Zellen rasch an Höhe ab, sind deshalb durchsichtig im Vergleich mit denen der Mitte des Fruchthofes.

Das innere Keimblatt, Entoderm, ist aus platten Zellen gebildet; sie sind nicht so hoch wie diejenigen des Ektoderm, aber dafür breiter, 20—60 μ. Dieser Unterschied ist anfangs sehr deutlich (Fig. 37),

[1]) Keimscheibe, neuerdings Schild.

später ändern die Entodermzellen wiederholt ihre Form. Das innere Keimblatt erstreckt sich anfangs auch nur auf den Bereich des Fruchthofes. Bald wächst es aber schneller als das äussere und schreitet deshalb auf der inneren Wand der Keimblase rascher fort, ein Vorgang, den man als „Umwachsung" bezeichnet hat.

Von einer Furchungshöhle kann man bei Säugern erst sprechen, wenn Ekto- und Entoderm entwickelt sind, und damit die Spalte zwischen den beiden Keimblättern bezeichnen. Die Keimblase der Säuger enthält eine Keimhöhle in der monodermischen Stufe, aber keine Furchungshöhle.

Die in den Figg. 17 und 18 zusammengehäuften Furchungskugeln ordnen sich aus inneren Kräften allmählich zu einem Ektoderm und zu einem Entoderm. In welcher Weise diese Umlagerung vor sich geht, ist noch nicht festgestellt, bei manchen Formen scheint dies dadurch zu geschehen, dass der Zellenhaufen im Embryonalfleck sich von oben her in zwei Hälften trennt, die sich dann auseinanderlegen, um

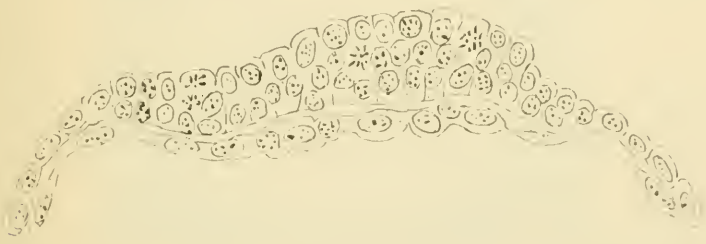


Fig. 37.
Embryonalschild vom Schaf aus Ektoderm und Entoderm. Nach Bonnet.

den Embryonalschild herzustellen[1]). Ekto- und Entoderm finden sich nach dem Gesagten bei Säugern anfangs, als ein noch nicht differenzierter Zellhaufen, im Innern der Keimblase.

Sind später die Furchungskugeln zu zwei deutlichen Keimblättern geordnet, dann herrscht über ihre Deutung und Bezeichnung kein Zweifel mehr. Allein zwischen dem Ende des Furchungsprozesses und der endgültigen Herstellung einer Form, wie sie in Fig. 37 gegeben ist, liegen mehrere Übergangsstufen, welche noch nicht befriedigend aufgeklärt sind. Eine solche Stufe ist Fig. 18. Was dort als primäres Ektoderm bezeichnet ist, liefert wohl nur ektodermales Epithel des Chorion. Es ist noch nicht festzustellen gewesen, was der Anteil jeder Zellenlage bei der Bildung der primären Keimblätter ist, ob auch wirklich das primäre Ektoderm (Fig. 18) daran teilnimmt und in welcher Weise. Wenig besser liegen die Verhältnisse für eine Entscheidung auf einer weiteren Stufe, in der die Keimblase viel grösser geworden ist (Fig. 38). Die äusserste Zellenschicht stellt noch immer eine vieldeutige Schicht dar, welche bald als primäres Ektoderm, bald als Chorion-Ektoderm bezeichnet wird, und der Embryonalfleck ist nun breiter geworden, enthält aber noch immer rundliche Zellen, welche die Eigenschaften unbestimmter Furchungskugeln an sich

[1]) Hubrecht, Verhandl. d. Akad. d. Wiss. Amsterdam 1895.

tragen. Erst dann, wenn die Lagen schichtenhaft ausgebreitet sind und die Differenzierung eine gewisse Stufe erreicht hat, wie in Fig. 37, lassen sich mit vollem Recht die Ausdrücke Ektoderm und Entoderm auf die vorliegenden Zellenschichten anwenden. Dabei hat der Zusatz „primäre" Keimblätter eine besondere Bedeutung, nicht nur als erste deutliche, blattartige Anlage in der Zeit, sondern die höhere Bedeutung, dass noch ein weiteres Keimblatt in den primären Keimblättern verborgen steckt, das sogenannte mittlere Keimblatt oder Mesoderm, das sich später differenziert aus den vorhandenen Zellen. Dann erst ist das wahre oder bleibende Ekto- und Entoderm hergestellt, getrennt durch ein dazwischenliegendes Keimblatt — das Mesoderm. Die zweiblättrige Stufe der Keimblase ist bei dem Menschen noch niemals beobachtet worden, dennoch dürfen wir annehmen, dass er hierin der allgemeinen Regel folge, abgesehen vielleicht von einzelnen Abänderungen.

Die Keimblase der Säuger zeigt mancherlei Varianten, von denen folgende zu beachten sind. An der Keimblase des Kaninchens ist die Wandschicht, die zuerst erkennbar wird, nicht das wahre Ektoderm (Rauber[1]), denn es nimmt an dem Aufbau des Embryo gar keinen

Fig. 38.
Keimblase eines Säugetieres. Nach E. v. Beneden.

Deckschichte.

Anteil; der Embryo geht, soviel bekannt, allein aus dem linsenförmigen Embryonalfleck hervor, der im Innern der Keimblase liegt; diese Wandschichte, von Rauber „Deckschichte" genannt, ist von Lieberkühn[2]) und Heape auch bei dem Maulwurf gefunden worden. An der Keimblase des Schafes fehlt sie, ebenso bei dem Opossum und dem Hund. Ob die menschliche Keimblase eine solche Deckschichte besitzt, ist wegen Mangel entsprechenden Materials noch nicht festgestellt.

Bei dem Kaninchen breitet sich unter der Deckschicht zunächst die Ektodermlage peripher aus, um sich am Ende zu einer Hohlkugel zu schliessen, tiefer liegt das Entoderm. Die Keimblase besteht also dann schliesslich aus drei konzentrisch ineinander liegenden Hohlkugeln

[1]) Rauber, Sitzungsber. d. naturf. Ges. in Leipzig. S. 103. 1875. — [2]) Lieberkühn, Über die Keimblätter der Säugetiere. Gratulationsschrift. Marburg 1879. 4°. 1 Taf.

(Fig. 39), welche eine von Flüssigkeit erfüllte Höhlung umgeben: 1. der Deckschichte, später Chorionektoderm, 2. dem primären Ektoderm[1]), 3. dem primären Entoderm. Bei dem Kaninchen bildet sich die Deckschicht vielleicht zurück; bei anderen Nagern, dem Meerschweinchen, der Gattung Mus, endlich bei zwei Arten der Gattung Arvicola erfährt aber ein Teil dieser Deckschicht keine Rückbildung, sondern im Gegenteil eine sehr bedeutende Entwickelung zu einer kugelig oder kegelförmig gestalteten Zellmasse, welche nach innen, gegen den Mittelpunkt der Keimblase vordringt. Bischoff hat dies Gebilde mit dem Namen Zapfen belegt, Selenka nennt es Träger. Ektoderm und Entoderm erhalten dadurch eine so schwierig erkennbare Lagerung, dass man lange Zeit der Meinung war, die beiden primären Keimblätter lägen umge-

Fig. 39.

Kaninchenkeimblase. 10 mal vergr., unten rechts in nat. Grösse dargestellt. Wie in der Figur, so ist sie auch im Leben aus in einander liegenden Schalen hergestellt. Die äusserste heisst Prochorion, dann folgt die aus dem Ektoderm hergestellte Keimhaut, dann die Keimhaut des Entoderm; der Fruchthof ist die Stelle, an welcher später der Embryo erscheint.

kehrt (Reichert) also in der Weise, dass das äussere Keimblatt innen liege, und das innere aussen. Die angebliche Blätterumkehr „Inversion" Inversion
bei den erwähnten Nagern hat die Embryologen lange beschäftigt, weil diese Erscheinung im grellsten Widerspruche mit den Bildungsgesetzen stand. Die Aufklärung dieser widerspruchsvollen Anordnung ist mit den Hülfsmitteln der fortgeschrittenen Technik vollkommen gelungen. Eine Umkehr der Keimblätter findet nicht statt. Die jüngsten Keimblasen dieser Nager gleichen in ihrem Bau anfangs denen aller anderen Säuger; dann treten sie unter dem Einfluss des Trägers in jene sonderbare Entwickelungsphase, wobei Ektoderm und Entoderm gegen den Mittelpunkt der Keimblase vorgewölbt werden, und das Entoderm das Ektoderm

[1]) Für die Untersuchung dieser ersten Stufen ist das Kaninchen zwar ein bequemes, doch kein günstiges Objekt. Das Ektoderm ist nur einschichtig.

umwächst. Allein die spätere Rolle der Keimblätter, welche sie bei dem Aufbau des Embryo spielen, wird durch diese Verschiebung nicht berührt[1]).

Ist schon das Auftreten der „Blätterumkehr" und des damit verbundenen Trägers bei vielen Mäusearten eine höchst seltsame Abänderung gegenüber dem Verhalten bei einem verwandten Nager, bei dem Kaninchen, so gilt dies in nicht geringerem Grade von der Thatsache, dass die Rauber'sche Deckschicht bei anderen Formen fehlen kann oder wenigstens bisher den Beobachtungen entgangen ist. Es zeigt sich mehr und mehr, dass eine solche Deckschichte bei manchen Säugern vorkommt unter der Form einer äussersten Schichte der Keimblase (beim Igel, bei der Fledermaus [Rhinolophus ferrum-equinum] bei Tupaja), die sich bald vor, bald nach der Bildung des Ektoderms, von dem Embryonalfleck abspaltet. Sie nimmt an der Bildung des Embryokörpers keinen Anteil, sondern wird zur Anheftung der Keimblase an die Uterusschleimhaut verwendet; es entwickeln sich später zottenartige Wucherungen aus ihr, welche sich über die ganze Oberfläche erstrecken und zur Ernährung des Embryo dienen. Diese Zellen können in ihrer Totalität Trophoblast genannt werden, sie nehmen offenbar von der Uterusschleimhaut Stoffe auf, die sie in das Innere der Keimblase führen. Das erste Auftreten dieses Ektoderm oder dieser Deckschichte ist also mannigfach, aber überall spielt eine ansehnlicher Teil der ersten Furchungszellen die nämliche grosse Rolle: sie verbinden den Keimling mit dem Uterus und helfen ihn ernähren; dieses Ektoderm (Trophoblast) ist während des ganzen intrauterinen Lebens als Epithel der Chorionzotten in bedeutungsvoller Funktion. Was die Entscheidung bei all diesen Vorgängen sehr erschwert, ist der Umstand, dass die Furchung und die Bildung der Keimblätter nicht immer zwei deutlich voneinander gesonderte Vorgänge sind, sondern allmählich auseinander hervor gehen, was in dem Wort „entwickeln" gut ausgeprägt ist. Bei den Vorbereitungen für die Thätigkeit einer Dampfmaschine sehen wir jeden Akt bei genauer Betrachtung scharf gegliedert: das Entzünden des Feuers, die Erzeugung des Dampfes, das Öffnen des Ventils

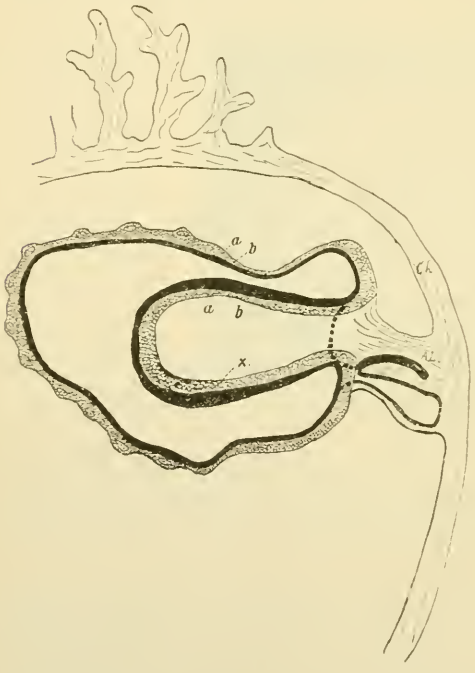


Fig. 40.
Sagittalschnitt. Menschlicher Embryo der 2. Woche. 30 mal vergr. Rekonstruktion nach Mall[2]).
Ch Chorion. *AL* Allantois, *a*, *b* Keimblase, *a*, *b*, *x* Inversion.

[1]) Selenka, a. a. O. Wiesbaden 1884. 4°. Siehe dort die übrigen Litteraturangaben. — [2]) Mall, F., Anat. Anz. Bd. 8. 1893. S. 630.

und den ersten Stoss des Kolbens, bei der Entwickelung, wie die der Keimblätterbildung der Säuger, lässt sich kein bestimmter Augenblick nachweisen, wo eben die Entstehung des Ektoderms, die des Entoderms und diejenige der Deckschicht beginnt. Die Stufen gehen nicht nur unvermerkt ineinander über, sondern es herrscht bei diesen Vorgängen im kleinsten Raum oft ein überraschender Wechsel bei verschiedenen Species. Das Endresultat ist schliesslich das Gleiche, aber jede Gruppe hat ihre eigene Mode sich angewöhnt und es macht grosse Schwierigkeiten, diese Mode zu verstehen, sie richtig zu deuten.

Aus Beobachtungen der Keimblasen des Menschen will man vermuten, dass bei ihm auch eine sog. Blätterumkehr vorkomme. Mall hat einen menschlichen Embryo aus der zweiten Woche untersucht, an welchem eine Art von Inversion bemerkbar war, obwohl ein „Träger" fehlt wie bei der Maus. Die Fig. 40, ein Sagittalschnitt, zeigt die Keimblase mit dem Chorion verbunden durch den Bauchstiel, und aus zwei Zelllagern bestehend, Ekto- und Entoderm. In einiger Entfernung von dem Bauchstiel sind schon Andeutungen von Blutgefässen, also eines Mesoderm. Dicht am Bauchstiel befindet sich eine tiefe Inversion (*a*, *b*, *x*), deren Wände etwas dicker sind als die der umgebenden Keimblase. Die Dimensionen der verschiedenen Abschnitte sind:

Durchmesser des Bauchstiels in Länge	0,4	mm
Länge der Keimblase	1,5	„
Weite „ „	1,0	„
Länge der Invagination	0,8	„
Weite „ „	0,5	„

a) Herkunft des Entoderm und die Gastrulation.

Die linsenförmige Zellmasse des Fruchthofes lässt eine Sonderung in zwei Zellschichten erkennen; nicht bloss die Lage, sondern auch die Beschaffenheit der Zellen ist dabei deutlich verschieden. Solche Verschiedenheiten sind morphologisch wie physiologisch gleich bedeutungsvoll, sie treten in helles Licht, sobald niederstehende Wirbeltierformen und die Herkunft des Entoderm beachtet werden.

Besonders lehrreich sind die Ganoiden. Diese besitzen eine totale Furchung, wobei zwischen den Furchungskugeln, welche das Ektoderm und jenen, welche das Entoderm bilden, ein beträchtlicher Unterschied sofort erkennbar ist[1]). Die letzteren sind durch Grösse und Farbe ausgezeichnet. Auch bei den Amphibien tritt dies sofort hervor. Der Frosch ist hierfür ein klassisches Paradigma geworden. Am dunkeln Pol liegen die Ektoderm-, am hellen Pol die Entodermzellen, der Grund weshalb der dunkle Pol auch der animale, der helle der vegetative genannt wird.

[1]) Salensky, Verhandl. der Naturf. Ges. d. Kais. Univ. Kasan. 1878 u. 1879. (Russisch.) Auszug in den Arch. de Biol. Bd. 2. 1881. Agassiz, Alex, Proceed. Amer. Acad. of Arts and Sc. Vol. 13. 1878, und Balfour, Embryologie 2. Teil. S. 100

Sehr früh ist der Unterschied auch bei den Säugern, z. B. Opossum und Maulwurf, nachzuweisen. Nach der Furchung erscheinen in den ebenerwähnten Species, also sofort, einige Furchungskugeln dazu bestimmt, Entoderm zu bilden, sie sind dafür besonders geformt, bald durch Grösse, Farbe oder durch Lagerung, oft auch durch alle diese Eigenschaften zusammen als Entodermzellen ausgezeichnet.

Bei Wirbellosen und vielen niederen Wirbeltieren entsteht das Entoderm aber nicht als gesonderte Anlage wie in Fig. 37, sondern durch Invagination. Das aus einer einfachen Zellenlage bestehende Bläschen, Blastula oder Blastosphäre (Fig. 44), stülpt sich nämlich am vegetativen Pole ein (Fig. 41), bis sich die Zellenreihen berühren (Fig. 42). Die nunmehr äussere Lage heisst Ektoderm, die eingestülpte, jetzt innere Zellenlage, heisst Entoderm. Die bogenförmige dazwischen liegende Höhle, von einer einfachen Wand begrenzt, ist die Furchungshöhle, welche bei weiterer Invagination eine Spalte wird. Die neue

Fig. 41.
Beginn der Invagination bei Amphioxus. Nach Hatschek.

Höhle, welche durch die Einstülpung hergestellt und von Entoderm ausgekleidet wurde, heisst Urdarmhöhle, Coelenterom (auch Gastralhöhle), (Fig. 42). Die Wände derselben umschliessen den Urdarm, die einfachste und erste Form einer verdauenden Darmanlage bei einem Wirbeltier. Die Urdarmhöhle öffnet sich nach aussen durch den Urmund, Prostoma (Protostoma, στόμα Mund). Die Begrenzung heisst der Urmundrand oder Urmundlippe.

Was diese Entwickelungsstufe eines Wirbeltieres so beachtenswert macht, ist der Umstand, dass das Wesen bei dieser einfachen Organisation lebt und sich bewegt. Die Amphioxuslarve schwimmt im Meer mit Hülfe von Flimmerhaaren auf den Ektodermzellen und verdaut mit Hülfe der Entodermzellen in der Urdarmhöhle. Es giebt Tausende solcher Larven von Wirbellosen, mit Ekto- und Entoderm, mit Bewegungsfähigkeit durch Flimmerepithel und mit verdauender Kraft durch die entodermale, invaginierte Zellenschichte. Diese zahllosen Larvenformen werden unter

der Bezeichnung (Becherlarven wegen ihrer Form), oder der Darmlarven (Gastrulae) zusammengefasst.

Die Darmlarven stellen eine weitverbreitete Entwickelungsstufe der Tiere dar. Alle Metazoën (Tiere mit drei Keimblättern) gehen durch die Entwickelungsstufen der zweiblättrigen Gastrula hindurch, um zu höherer Ausbildung zu gelangen. Der Durchgangsprozess ist oft bis zur Unkenntlichkeit verwischt, namentlich bei den Eiern mit Nahrungsdotter oder bei solchen, die von Vorfahren abstammen, welche einst dotterreiche Eier besassen, wie die Säuger, allein einzelne Zeichen sind stets erhalten. Von Haeckel stammt die Thesis, dass alle Metazoën durch eine Gastrulastufe hindurchgehen, dass die Becherlarve also eine alte Entwickelungsform tierischer Gestaltung überhaupt darstelle. Diese Theorie heisst Gastraeatheorie. Die Invagination liefert nicht allein eine Durchgangsform für die Körperbildung, also ein morphologisch bedeutungsvolles Zeugnis gemeinsamer Orga- Gastraea-theorie.

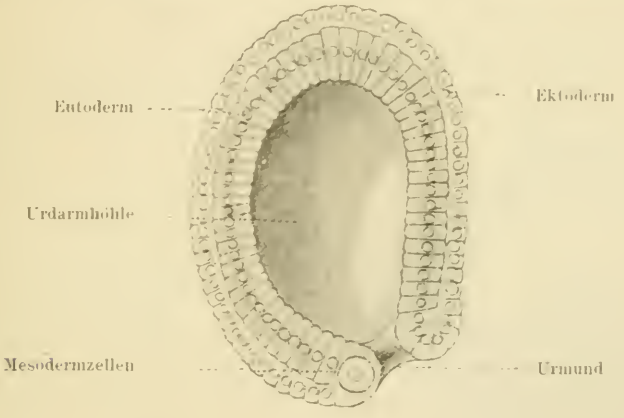


Fig. 42.
Amphioxuslarve mit zwei Keimblättern nach der Invagination. Nach Hatschek.

nisation, sondern auch physiologische Organe von weitreichender Bedeutung: das Ektoderm ist schützende und empfindende Hülle, das Entoderm die erste Form des verdauenden, des resorbierenden Darmrohres. Auch der Urmund, als Ein- und Ausgangsöffnung zu dem primitiven Darmrohr, ist zu beachten. Bei vielen Wirbellosen (Mollusken mit Ausnahme der Cephalopoden, bei Chaetopoden und Insekten wird er zu dem bleibenden Mund! Bei den Wirbeltieren, die hier vorzugsweise in Betracht kommen, ist der Urmund meist ein vergängliches Gebilde, das noch einige Zeit persistiert. Jedoch kann er auch, wie bei einigen Fischen und Amphibien, in die Afteröffnung verwandelt werden. Die Stelle der Invagination ist bei allen Eiern der letzterwähnten Klassen, welche totale Furchung aufweisen, oft schon mit freiem Auge zu sehen. Bei dem Frosch ist die Stelle längst bekannt unter dem Namen des Rusconi'schen Afters[1]). Der Urmund, auch Blastoporus, dort neuerdings genannt, ist von einem Pfropf heller Dotterzellen ausgefüllt und deshalb leicht kenntlich. In den bleibenden After geht der Blastoporus über: unter den Fischen bei Ceratodus (Caldwell); bei Petromyzon

[1]) Rusconi, Arzt in Pavia. † 1849.

(Shipley, Kupffer); unter Amphibien bei der Geburtshelferkröte (Gasser); bei Rana temporaria (Spencer, Bald.); bei Triton cristatus (Sedgwick); Axolotl (Duval) u. s. w. Die Bedeutung dieser auffallenden Thatsache wird dadurch nicht beeinträchtigt, dass in nahe verwandten Species der Blastoporus nicht zum After wird. Es hängt dies zunächst wohl von der Lage des Blastoporus ab. Afterbildung geht aus ihm hervor, sobald sich die Medullarplatte vor dem Blastoporus schliesst (Kupffer).

Es wurde schon angedeutet, dass die Form der Invagination grossem Wechsel unterworfen sei. Es sollen hier nur zwei extreme Formen erwähnt werden, welche für die Säuger gleich grosses Interesse besitzen: Leptogastrulae[1]) sind Formen, deren beide Keimblätter einfache, einschichtige Epithelien sind und deren Körper nach abgelaufener Furchung keinerlei andere Elemente enthält, weder Reste von unreifen Bildungszellen, noch Reste von ungefurchtem Eiprotoplasma (wie Fig. 42). Pachygastrutae[2]) sind dagegen alle jene Gastrulaformen, bei welchen eines der beiden primären Keimblätter oder beide gleich von Anfang an mehrschichtig sind, oder bei denen ein Rest von Furchungszellen neben oder zwischen den primären Keimblättern übrig bleibt, oder endlich unverbrauchtes Ei-Protoplasma sich nachträglich furcht, sog. Nachfurchung. Diese dicken Gastrulaformen (Fig. 43) kommen als platte Scheiben in vielen Varianten, besonders deutlich bei den für das Verständnis der Säugetierentwickelung so wertvollen Selachiern vor, dann bei vielen Knochenfischen, den Reptilien und Vögeln[3]). Inwiefern auch noch Säugetiere Spuren der Gastrulation zeigen, kann erst später besprochen werden.

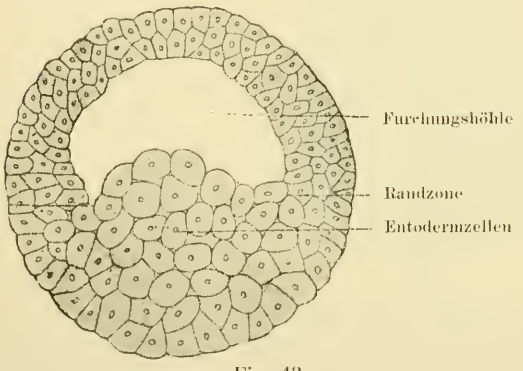


Fig. 43.
Blastosphäre von Triton taeniatus. Nach O. Hertwig.

Bei der grossen Bedeutung der Gastrulation für die Entstehung des Entoderm soll der Vorgang noch durch einen Vergleich klar gelegt werden. Man nehme einen kleinen Gummiball, nicht von der aufblasbaren Sorte, auch nicht einen soliden, sondern einen von jener Art, die ungefähr 10 cm Durchmesser und auf einer Seite ein kleines Loch haben, durch welches, wenn er zusammengedrückt wird, die Luft entweichen kann. Nun denke man sich, dass seine Wandung statt aus Kautschuk aus lauter kleinen

1) λεπτός, dünn. — 2) παχύς, dick. — 3) Kowalewsky, A., Arch. f. mikr. Anat Bd. 7. 1871. Bd. 13. 1877. Im Bd. 13 die Arbeit über Amphioxus lanceolatus. Hatschek, Arb. zool. Inst. Univ. Wien. 4. Bd. 1881. Haeckel, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 18. 1884.

Zellen bestehe, die durch gegenseitigen Druck eine vieleckige Gestalt angenommen haben und miteinander verbunden sind. Damit haben wir ein gutes Abbild des bläschenförmigen Embryos wie in Fig. 44. Nun drücke man mit dem Finger die eine Seite des Balles ein, bis sie die gegenüberliegende berührt, wodurch eine Art Becher oder Schale entsteht. Dieser Vorgang vertritt uns den Prozess der Invagination. Nur muss man sich noch vorstellen, dass durch Weiterführung desselben der halbkugelige Becher sich sehr stark vertiefe und seine Öffnung sich verenge, bis der Becher zu einem Sack geworden ist, dessen eingestülpte Wandung überall mit der Aussenwand in Berührung steht. Dies stellt dann die zweischichtige „Gastrula" dar (Fig. 42), die einfachste Vorfahrengestalt der Metazoën: eine Form, die durch einige sehr niedrig stehende Klassen derselben dauernd repräsentiert ist, denn es brauchen bloss noch Tentakel oder Fangarme rings um die Mündung des Sackes hervorzusprossen und wir haben die gewöhnliche Hydra vor uns[1]). Hier ist jedoch vor allem die Thatsache zu beachten, dass von diesen beiden Schichten die äussere, die in der embryologischen Sprache das Ektoderm heisst, fortan ununterbrochen den direkten Verkehr mit den Kräften und Stoffen der Aussenwelt fortführt, während die innere, das sogenannte Entoderm, nur mit solchen Stoffen in Berührung kommt, welche in die von ihm ausgekleidete Nahrungshöhle hineingelangen. Jetzt können wir die bedeutsamen Thatsachen, für welche die vorstehende Beschreibung nur die notwendige Einleitung bilden sollte, kurz anführen. Aus dem äusseren Keimblatt entwickelt sich bei dem Amphioxus wie bei allen Metazoën auch den Säugern und dem Menschen die bleibende Epidermis und alle ihre Auswüchse, so mannigfaltig sie auch sein mögen, ferner das Nervensystem und die Sinnesorgane; das Ektoderm vermittelt also die Beziehungen zur Aussenwelt. Aus der eingestülpten Schichte, dem Entoderm, entwickelt sich die resorbierende Zellenschichte des Nahrungskanales und jene Teile der an ihm hängenden Organe: Leber, Bauchspeicheldrüse, sofern sie aus Zellen bestehen. Diese Schichte dient der Ernährung im weitesten Sinne und diese Regel bleibt durch das ganze Reich der Metazoën unverändert in Wirksamkeit (Huxley).

Der Vorgang der Invagination erhält zwar zahlreiche Abänderungen. So gross dieselben aber auch sein mögen, stets sind schon bei dem ersten Auftreten der primären Keimblätter die oben geschilderten Rollen verteilt. Das Ektoderm liefert die Hautgebilde, das Entoderm die inneren resorbierenden Zellenlager — überall bei allen Formen. Auf Grund der zahlreichen Erfahrungen aus der Entwickelungsgeschichte der Säuger und den Erfahrungen, die sich auf alle Tierklassen erstrecken, darf also bestimmt ausgesprochen werden, dass auch die menschliche Entwickelung in dieser Hinsicht der allgemein giltigen Regel unterworfen ist, obwohl noch niemand den zweiblätterigen Zustand des menschlichen Fruchthofes gesehen hat. Auch bei ihm ist mit dem Erscheinen der beiden Keimblätter über die ganze weittragende Zukunft der Zellen des äusseren und inneren Keimblattes entschieden.

[1]) Fast in allen Kreisen der Wirbellosen tritt die zweischichtige Gastrula als junge freilebende Larve auf und im Coelenteratenkreise steht sie selbst dem ausgebildeten fortpflanzungsfähigen Formzustand nahe.

Der Prozess der Gastrulation wurde von Haeckel erkannt, in einer Reihe von Schriften beschrieben und nach allen Seiten ausgeführt. Er hat die Bedeutung für die Ontogenie, für die Stammesgeschichte der Tiere, für die Keimblattlehre und für die Histologie unter dem Namen der Gastraeatheorie zusammengefasst. Die unten citierte Arbeit[1]) enthält eine treffende Übersicht und manche Änderungen gegenüber der ersten Darstellung. E. Ray Lankester ist unabhängig zu verwandten Anschauungen geführt worden[2]), und hat ebenfalls die Tragweite der Keimblätter für die geneologische Klassifikation der Tiere ausgesprochen.

b) Urkeimblatt, Blastosphäre und Keimblase, Homologie der primären Keimblätter.

Die Entwickelung mancher Wirbelloser und vieler Wirbeltiere beginnt nach der Furchung mit nur einem einzigen Keimblatt. Nach Ablauf der Furchung geht aus der Anfreihung der Furchungszellen zunächst nur ein Keimblatt hervor, das Urkeimblatt oder das Ur-Blastoderm. Es umschliesst mit einer einfachen Zellenlage eine kugelförmige Blase, Blastosphäre; der Hohlraum derselben heisst die Furchungshöhle. Sie ist mit Flüssigkeit gefüllt, mit der Urlymphe (Fig. 44). Das Urkeimblatt begrenzt das embryonale Wesen. Aus seinen Zellen gehen später alle anderen tierischen Gewebe hervor. Physiologisch betrachtet, sind in diesen ersten Zellen alle verwickelten Funktionen des späteren Organismus noch vereinigt. Für alle Gewebe, welche z. B. der Leib der Lanzettfischchen später zeigt, sind die Zellen der Blastosphäre der Ausgangspunkt.

Die eben bezeichneten Merkmale des Urkeimblattes sind in ihrer typischen Form bei: Polypen, Medusen, vielen Würmern, einzelnen Echinodermen und unter den Wirbeltieren bei dem Amphioxus erhalten. Bei den Craniaten wird das Urkeimblatt aber mannigfach abgeändert. Unter den Fischen zeigen zwar die Ganoiden (Acipenser) wie die Amphibien noch eine einfache Blastosphäre und eine Furchungshöhle (Fig. 43). Allein sobald Nahrungsdotter vorkommt, wird die Kugelform abgeflacht und das Urkeimblatt erscheint in Form eines linsenförmigen Zellenhaufens, so bei den Knorpelfischen, vielen Knochenfischen, den Reptilien und Vögeln. Das Urkeimblatt umspannt unter solchen Umständen auch

[1]) Haeckel, E., Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 11. S. 78. 1877. Bd. 18. 1884. — [2]) Anthropogenie, 3. Aufl. 1877. E. Ray-Lankester, Annals and Mag. Nat. Hist. Vol. 11. p. 321. 1873. Hierher gehören auch die Arbeiten Huxleys, der die Bedeutung und weite Verbreitung der Gastrulation sofort anerkannt und erweitert hat (Quat. Journ. of micr. Sc. Vol. 15. 1875). Durch eine Reihe von Untersuchungen ist die Existenz der Gastrula bei allen Wirbeltierklassen nachgewiesen worden (Rauber, E. v. Beneden, Kupffer, Selenka, Götte, Scott, Hatschek und Rabl u. a.). Bei den zahlreichen Varianten der Gastrulation bestehen freilich noch manche Meinungsverschiedenheiten über untergeordnete Punkte, aber die Hauptpunkte stehen fest: erstens die frühe morphologische und funktionelle Anlage der primären Keimblätter und zweitens die phylogenetische Bedeutung des ganzen Vorganges.

keinen kugeligen Raum mehr, sondern überbrückt nur eine schmale schalenförmige Vertiefung zwischen ihm und dem Dotter. Die Spuren einer allgemein herrschenden Regel sind zwar bei den dotterreichen Eiern etwas verwischt, aber doch noch wohl erkennbar, sobald man die wesentlichen Merkmale ins Auge fasst: nämlich ein Keimblatt, Furchungshöhle und Urlymphe.

Bei den Säugern und dem Menschen sind die Abänderungen noch bedeutender geworden, weil der Nahrungsdotter, der ursprünglich bei den Ursäugern vorhanden war, im Laufe der Zeit wieder beseitigt wurde. Das dotterreiche Ei der ältesten Säuger, wie z. B. das von Echidna, wurde nämlich bei den höheren Formen in ein kleines nur ½—⅓ mm messendes, kugeliges, dotterarmes Ei umgewandelt. Mit der Ernährung durch die Schleimhaut des Uterus war Nahrungsdotter, wie ihn die Eier der Monotremen noch besitzen, überflüssig geworden.

Bei den Säugern und dem Menschen entsteht zwar aus den Furchungskugeln auch eine Hohlkugel, von einer einfachen Zellenschichte begrenzt (Fig. 45), allein weder die Kugel an sich, noch das Urkeimblatt dürfen mit denen des Amphioxus und der niederen Tiere direkt als gleichwertig (homolog) angesehen werden, wie sich später deutlich zeigen wird. Um jedes Missverständnis zu beseitigen, heisst deshalb bei den Säugern die aus den Furchungskugeln hervorgegangene Kugel: Keimblase, Vesicula blastodermica, und der Hohlraum: Höhle der Keimblase (Fig. 45). Die in der Höhle befindliche lymphähnliche Flüssigkeit kann den Namen Urlymphe beibehalten.

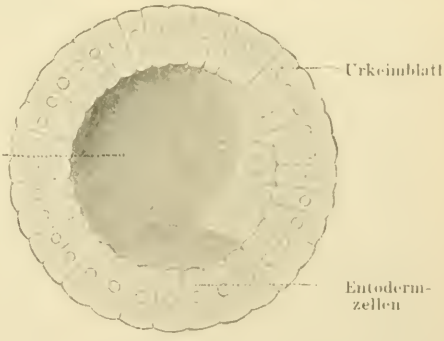


Fig. 44.
Blastosphäre vom Lanzettfischchen (Amphioxus). Nach Hatschek.

Die Keimblase der Säuger (Vesicula blastodermica) besitzt: 1. eine Eiweishülle, Zona pellucida (siehe Seite 36), 2. eine die Hohlkugel begrenzende Zellenschichte, Prochorion, 3. einen Haufen von Furchungskugeln, welche als Embryonalfleck dicht beisammen liegen (Fig. 45). Dieser Embryonalfleck, bei auffallendem Licht als heller Fleck schon bei ganz schwacher Vergrösserung erkennbar, enthält für die Zukunft des Wesens die wertvollste Menge von Furchungskugeln. Man hat diesen Zellenhaufen deshalb bis jetzt bei allen untersuchten Säugerordnungen gefunden, bei den Beuteltieren, Nagern, Wiederkäuern, Insektivoren und

Karnivoren. Bei einem menschlichen Ei ist diese Entwickelungstufe zwar noch nicht genauer beobachtet, allein alle Erfahrungen sprechen dafür, dass der Embryonalfleck einst bei dem Menschen ebenso gefunden werden wird, wie er in Figg. 18 und 45 erscheint. 4. Im Inneren der Keimblase findet sich eine helle klare Lymphe, „Urlymphe".

Vom Menschen ist noch keine Keimblase aus dieser Entwickelungsstufe gesehen worden. Das Ei findet sich um diese Zeit wohl noch in dem Eileiter. Bei günstiger Gelegenheit, um den achten Tag nach der Konzeption, müssten also die Eileiter zuerst untersucht werden und zwar am besten dadurch, dass sie nach dem Lospräparieren in kleine Stücke geschnitten, fixiert und dann auf Schnitten untersucht werden. Vielleicht verrät sich die Stelle, wo die Keimblase sitzt, durch eine Anschwellung des Eileiters. Ist die Stelle, wo sich das Ei befindet, schon äusserlich durch eine Anschwellung des Eileiters kenntlich, so ist es am besten, diesen Abschnitt im ganzen zu erhärten und dann nach der Einbettung im Paraffin in Serienschnitte zu zerlegen. Hat die Keimblase die Eileiter schon passiert, dann muss die Uterusschleimhaut durchsucht werden.

Fig. 45.

Kaninchenei. Nach E. v. Beneden. Die Keimblase ist grösser geworden als in Fig. 18, die Eihülle jedoch sehr dünn; im optischen Durchschnitt gesehen.

Auf Grund der bisherigen Beobachtungen darf man erwarten, die menschliche Keimblase verhalte sich in ihrem prinzipiellen Aufbau ebenso wie die der obenerwähnten Säuger, abgesehen wohl von kleinen Abänderungen, denn Varianten sind ja innerhalb der Säuger viele bekannt. Sie betreffen alle einzelnen Merkmale der Keimblase und beziehen sich auf Grösse, Färbung, Durchsichtigkeitsgrad der Furchungskugeln u. s. w.

Die oben erwähnten Eigenschaften der Säugetier-Keimblase haben schon Baer und Burdach beschrieben. Der Embryonalfleck (Coste) wurde von ihnen Keimhügel genannt. Siehe z. B. die Arbeiten von Th. Bischoff a. a. O. E. v. Beneden, Archives de Biologie Vol. I., 1880. Den Unterschied zwischen Blastosphäre und Keimblase hat in der neuesten Zeit E. Haeckel am schärfsten betont. Jenaische Zeitschr. Bd. 18. 1884.

Das Urkeimblatt der Wirbeltiere (Fig. 44), das die Blastosphäre formt, ist im allgemeinen gleichwertig oder homolog mit dem Urkeimblatt der Wirbellosen, es ist das erste embryonale Organ aller Metazoën.

Die Art der Entstehung aus den Furchungszellen, die Bildung der Blastosphäre, sei dieselbe nun eine Hohlkugel oder eine Hohlscheibe, die Lage an der Oberfläche, alle diese morphologischen Zeichen sind übereinstimmender Art. Dazu kommt noch die wichtige funktionelle Seite: in dem Urkeimblatt ruht, wenn auch erst unvollkommen differenziert, die äusserste Zellschicht des Körpers. Mag auch die Mannigfaltigkeit der Produkte des Ektoderm unendlich sein für Wasser- und für Landtiere, für bepanzerte und unbepanzerte, mit Chitin bedeckte oder Chitinlose, das Urkeimblatt enthält doch diejenigen Zellen, oft schon scharf erkennbar, deren Abkömmlinge der Aussenwelt zugekehrt bleiben. Man kann, wie oben hervorgehoben wurde, die Blastophäre der niederen Tierformen mit der Keimblase der Säuger und des Menschen nicht homologisieren; aber sobald auf der Keimscheibe der Säugetiere einmal das äussere Keimblatt deutlich erkennbar geworden, ist auch zwischen diesem primären Organ der Säuger und demjenigen der übrigen Tierwelt eine allgemeine Gleichwertigkeit vorhanden. — Nach der Entstehung des inneren Keimblattes besteht eine allgemeine Homologie zwischen den beiden primären Fundamentalorganen aller Tiere. Das Entoderm erweist sich als die verdauende und resorbierende Schichte bei allen Metazoën. Ob es nun überall durch Invagination entsteht oder nicht, giebt keinen Grund, die Bedeutung der Erkenntnis abzuschwächen, dass das innere Keimblatt aus den Abkömmlingen jener Zellen hervorgeht, welche im Darmrohr atmen, absondern, verdauen, resorbieren und sich bewegen. Mit der fortschreitenden Differenzierung teilen sich die Zellen des Entoderm in einzelne Gruppen mit Verrichtungen ganz besonderer Art. Jene des respiratorischen Apparates übernehmen andere Funktionen als jene des Darmkanales, darin besteht eben erhöhte Entwickelung. Allein alle diese Kräfte, an eine oft sehr verschiedene Form der Zellen gebunden, sind in dem Urentoderm eingeschlossen, ja ihre spätere morphologische und funktionelle Verschiedenheit ist oft schon an den Furchungskugeln erkennbar, aus denen das Entoderm hervorgeht.

Das Gewicht dieser Thatsachen ist so gross, dass die allgemeine Homologie des Entoderm der Metazoën heute als unanfechtbar gelten darf, ebenso gut wie die allgemeine Gleichwertigkeit der Zelle und des Kernes.

Bei den Amnioten ist die Gastrulation bedeutend abgeändert, so dass man sie lange Zeit als solche gar nicht erkannte. In Wirklichkeit sind nur ihre äusseren Merkmale vorhanden wie bei dem Menschen (Fig. 31); die Bildung des Entoderm ist aber unabhängig von jeder Gastrulation. Dieses ganze Verhalten kann erst erörtert werden, nachdem die Natur des Primitivstreifens bekannt ist.

Neben dem obenbesprochenen Modus der Keimblätterbildung giebt es 1. noch die sogenannte Einwanderung (Immigration). Furchungszellen wandern von der äusseren Zellschicht aus in die Furchungshöhle; 2. die Abspaltung (Delamination). Alle diese Abarten führen zu demselben Ziel, zur Bildung zweier Keimblätter.

c) Die Fundamentalorgane.

Fundamentalorgane[1]) heissen jene embryonalen Organe, welche mehreren Tierstämmen gemeinsam sind, wie die Keimblätter, die Chorda, die Urwirbel, das Nerven- und Darmrohr, der exkretorische Apparat und die Cölomsäcke oder Körperhöhlen. Diese Organe stellen ein gemeinsames Erbe dar, deuten auf die nämlichen Vorgänge bei der Organisation und erscheinen als das Fundament der höheren Organismen überhaupt und besonders der Wirbeltiere. Die vergleichende Anatomie kann diesen Ausdruck gleichfalls verwenden, ebenso wie die Geschichte der Funktionen, welche diesen Organen zukommt. Unter den Fundamentalorganen giebt es aber solche, die bei der Entwickelung aller Metazoën wiederkehren. Es sind dies die beiden ersten Keimblätter: Ektoderm und Entoderm. Das Werden aller Metazoën bis hinauf zum Menschen ist an das Entstehen dieser beiden Keimblätter geknüpft. Fundamentalorgane, welche keine solche universelle Verbreitung haben, jedoch noch bei einigen Tierstämmen vorkommen, sind das mittlere Keimblatt, Mesoderm und die beiden durch Spaltung aus ihm hervorgehenden Keimblätter, welche als parietales und viscerales Blatt des Mesoderm bezeichnet werden. Mit dem Auftreten des mittleren Keimblattes entstehen neue morphologische Merkmale und damit neue Funktionen.

Ursprünglich konnten aus den beiden primären Keimblättern Muskeln, Bindesubstanzen und Fortpflanzungszellen hervorgehen, wie noch heute z. B. bei Hydra, unserem Süsswasserpolypen. Mit der höheren Organisation verloren aber die beiden primitiven Fundamentalorgane diese Fähigkeiten, sie gingen auf das Mesoderm über. Bei den Wirbeltieren entstehen Muskeln, Bindesubstanzen und Fortpflanzungszellen nur aus dem mittleren Keimblatt.

Die Art und Weise, wie das Mesoderm entsteht, ist nach Umfang, Inhalt und Produkt nicht in allen Tierstämmen gleich. Unerbittliche Regel für höhere Entwickelung ist nur die Entstehung eines Mesoderm. Was die Entstehungsart betrifft, so herrscht grosse Mannigfaltigkeit. Selbst im Wirbeltierstamm herrscht, soviel bis jetzt bekannt ist, keine Übereinstimmung in dieser Hinsicht.

IV. Primitivstreif und Canalis neurentericus.

Der Primitivstreifen, die Primitivrinne und der Canalis neurentericus.

Der Primitivstreifen ist eine axiale Verdickung, die im Fruchthof auftritt, ihren Anfang hinten an der Keimhaut nimmt und ge-

[1]) Dieser Ausdruck stammt von C. E. v. Baer, Entwickelungsgeschichte der Tiere. S. 164. Dieser bezeichnende und unentbehrliche Begriff ist hier in weiterem Sinne verwendet. Dort war er nur für die Keimblätter in Anwendung gebracht.

streckt bis gegen den vorderen Rand hin verläuft. Auf der Höhe der Entwickelung reicht der Primitivstreifen bis über die Mitte des Fruchthofes hinaus (Fig. 46). Die bisher untersuchten Säuger zeigen in der Hauptsache übereinstimmendes Verhalten (Kaninchen, Meerschweinchen, Schaf, Schwein), ebenso die Vögel. An dem hinteren Ende des Streifens findet eine sichelförmige Verbreiterung statt, der eine knopfartige Anschwellung, der sog. Endknopf, voraufgeht. Der Streif erhält also dort später die Form eines Ankers oder einer Sichel (Fig. 46), wobei stets zu beachten ist, dass der mittlere Streifen als axiale Verdickung, die beiden bogenförmigen Schenkel als Randverdickungen auftreten[1]). Dieses Verhalten ist bei den Amnioten zwar ausserordentlich schwer bei äusserer Betrachtung zu

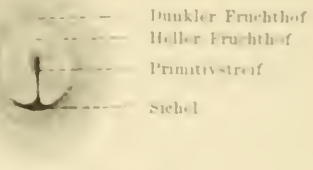


Fig. 46.
Keimscheibe eines Hühnereies in den ersten Stunden der Bebrütung. Nach Koller aus Hertwig.

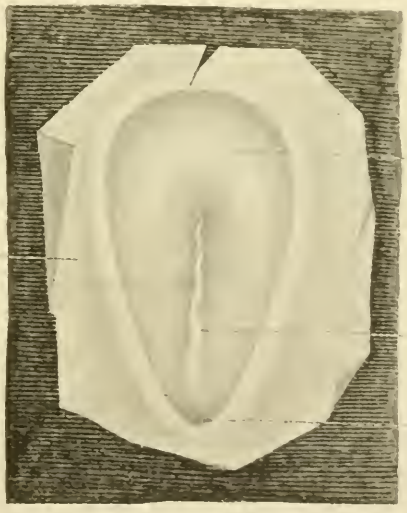


Fig. 47.
Fruchthof vom Kaninchen. Von der Keimblase losgeschnitten, auf dunkelm Hintergrund liegend.

erkennen (Fig. 47), aber doch unzweifelhaft festgestellt, namentlich seit die Flächenbilder mit den Bildern der Schnittserien verglichen wurden.

In weiterer Ausbildung verdoppelt sich der Primitivstreifen in seinem axialen Abschnitt. Es treten zwei parallelverlaufende „Pri-

[1]) Die Randverdickungen sind bei dem Hühnchen als Sichel bezeichnet worden, deren Rand sich durch eine feine Rinne nach hinten von der übrigen Keimhaut abgrenzt. Koller, Sitzungsber. Wiener Akad. 1879 und Arch. f. mikr. Anat. Bd. 20. 1881. Duval, Ann. Sc. nat. Zool. Paris. Tom. 18. 1884

mitivwülste" auf, getrennt durch eine Rinne; das Licht geht
Hensens Knoten. durch die verdünnte Stelle der Rinne mehr hindurch bei der Betrachtung mit durchfallendem Licht, sie erscheint hell zwischen zwei dunkleren Streifen (Fig. 47). Am vorderen Ende der Rinne befindet sich eine Verdickung, der Hensensche Knoten. Er schliesst die Rinne bogenförmig ab.
Kopffortsatz. Von ihm aus wächst bald der sog. Kopffortsatz noch eine Strecke weit der Achse der Keimhaut entlang gegen den vorderen Umfang hin, ohne ihn jedoch zu erreichen. An der vorderen Grenze der Primitivrinne entsteht später ein Loch, das bei einigen Tierformen gerade, bei anderen schief bis in das Innere der Keimblase hineinführt; der so entstandene kurze Kanal heisst: Canalis neurentericus. Diese Eigenschaften des Primitivstreifens, die bisher nur an Tieren beobachtet wurden, sind jetzt endlich auch an dem Menschenfruchthof gesehen worden. Bei dem von Spee untersuchten menschlichen Embryo noch ohne Urwirbel, dessen Keimscheibe 1,54 mm lang und 0,74 im Mittel breit war (Fig. 31), betrug die Länge der Primitivwülste etwa 0,4 mm, dazwischen eine Rinne, Primitivrinne; die Wülste laufen hinten auseinander, verhalten sich also ähnlich wie jene der obenerwähnten Amnioten. An dem vorderen Ende der Primitivrinne befindet sich ein rundes Loch, das in das Innere der Keimblase, auf späterer Stufe Dottersack genannt, hineinführt. Das ist der Canalis neurentericus des Menschen[1]).

Eine andere Keimscheibe eines menschlichen Embryo, obwohl sehr mangelhaft erhalten, liess ebenfalls Primitivwülste erkennen (Keibel[2]). Wir besitzen jetzt zwei Zeugnisse, dass der Mensch dieselbe Anordnung bezüglich des Primitivstreifens und seiner Wachtumsvorgänge aufweist, soweit die prinzipiellen Eigenschaften in Betracht kommen. Dennoch herrscht im Einzelnen bezüglich der ganzen Form ein ansehnlicher Unterschied. Die Primitivrinne ist sehr kurz und die Öffnung des Canalis neurentericus sehr gross. Bei Nagern und Insektivoren ist die Primitivrinne länger und der neuroenterische Kanal verläuft schräg nach vorn. Dennoch sind die Hauptzüge des ganzen Gebildes identisch, z. B. auch der Umstand, dass vor dem Canalis neurentericus ein niedriger Wall sich befindet, der mit dem Hensen'schen Knoten vergleichbar ist. Er begrenzt den vorderen Umfang der Anfangsöffnung des Kanales ebenso, wie dies bei anderen Säugern des Fall ist. Alle diese Bildungen verschwinden später vollkommen; nur in pathologischen Fällen kann der Kanal freilich in stark veränderter Form persistieren, die Primitivrinne sich erweitern und einen grossen Spalt darstellen.

Die bisher geschilderten Flächenbilder der Keimhaut sind im Innern der Keimblätter von folgenden Vorgängen begleitet, die nach

---

1) Spee, F., Graf v., Arch. f. Anat. S. 159. 1889. Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neurentericus. — 2) Keibel, Ein sehr junges menschliches Ei. Arch. f. Anat. S. 250. 1890.

dem Verhalten bei dem Kaninchen, das so oft schon untersucht worden ist, geschildert werden sollen. Das erste Auftreten des Primitivstreifens hinten in der Gegend des Endknopfes zeigt eine Verdickung des Ektoderm um das Dreifache. In den seitlichen Teilen des Fruchthofes misst es nur 10—13 μ, an der dicksten Stelle 37—43 μ[1]). Diese Verdickung ist durch eine Vermehrung der Zellen des Ektoderm entstanden und auf keine andere Herkunft zurückzuführen. Mesoderm rührt an dieser Stelle also von Ektoderm her, denn das Entoderm ist scharf geschieden (Fig. 48). Die neu hinzugekommenen tiefliegenden Zellen haben nicht die regelmässige epitheliale Form und Anordnung wie die oberen, es finden sich darunter spindelförmige und polygonale, die untereinander durch das Protoplasma des Zellleibes zusammenhängen. Dass die Zellen aus dem Gebiet des Primitivstreifens selbst, also an Ort und Stelle entstehen, zeigen mitotische Figuren. In den vorderen Abschnitten des Fruchthofes verschwindet allmählich die Verdickung der Zellen, deren Zunahme das Auftreten des Primitivstreifens begleitete, die Zellenlage wird immer dünner und reduziert sich endlich auf zwei Reihen, die 11 μ

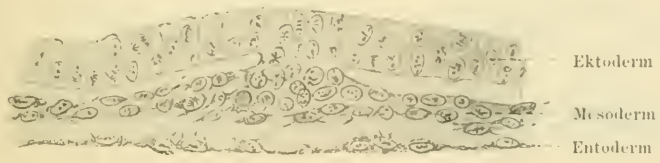


Fig. 48.
Kaninchen-Keimblase. Schnitt durch den Fruchthof an der hintern Grenze des Hensenschen Knotens. Nach Rabl.

dick sind; darunter zieht das Entoderm hinweg in seiner gewöhnlichen Beschaffenheit.

Ist die Primitivrinne entstanden, so zeigen die Schnitte eine Einsenkung und Verdünnung (21 μ) zwischen zwei Erhebungen. Die Erhebungen beruhen auf einer Anhäufung von Zellen, denn die Primitivwülste weisen eine viermal stärkere Schichte auf bis zu 81 μ, aber auch dann dauert die Bildung des Mesoderm aus dem Ektoderm im Bereich der Achsenplatte noch fort.

In der Gegend des Kopffortsatzes zeigt sich eine dorsale Verdickung von 54 μ bei 0,15 mm in der Breite und deutliche Scheidung des Ektoderm, während nunmehr Meso- und Entoderm zusammenhängen, ein Beweis, dass in diesem Gebiet das Entoderm zur Quelle des Mesoderms geworden ist (Rabl). Auch am Hensenschen Knoten beginnt das Auftreten dreier Keimblätter, dort ist einer der Hauptherde des

[1]) v. Kölliker, Über die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift. 4°. Leipzig 1882.

mittleren Keimblattes aus dem Ektoderm. Herstellung des Mesoderm in Form einer „Achsenplatte" ist also an den Primitivstreifen und seine Verlängerung gebunden.

Der Canalis neurentericus[1]), als Verbindung des Ektoderm mit dem Entoderm, ist das Produkt einer allmählichen Invagination[2]). Anfangs ist nur eine seichte Delle vorhanden, die sich senkrecht in Zellmasse des Primitivstreifens einsenkt. Diese Delle vertieft sich und schlägt die Richtung nach vorne ein. Ihre Wandung wird, ich nehme als Modell einen Amnioten, die Schildkröte, von einem hohen Cylinderepithel gebildet, welches, ohne Grenze, mit dem des Ektoderm zusammenhängt (Fig. 49). Besonders lang werden die Cylinderzellen an der Spitze der Einstülpung, wo auch viele Mitosen zu sehen sind, denn dort entstehen viele neue Zellen, die nach vorn sich wenden und eine Schichte von Mesoderm herstellen. Dort entsteht der „Kopffortsatz". Neu entstandene Zellen häufen sich aber auch an der hinteren Wand an, dehnen sich hinter der Einsenkung zwischen Ekto- und Entoderm aus und bedingen eine hügelartige Erhebung, den Endknopf, der in seinem Innern aus mesodermalen Zellen besteht. Hier handelt es sich also um eine echte Einstülpung, nicht bloss um ein Auseinanderweichen der Elemente; sie stimmt mit der verwandten Erscheinung der Anamnien, mit der Gastrulation, überein, sie ist anfangs schüsselförmig wie jene und auch in ihrer Umgebung findet ein Wucherungsprozess statt, der neue mesodermale Zellen liefert, die sich zwischen Ekto- und Entoderm ausbreiten. Wie bei den Anamnien so kann man auch bei den Amnioten an dieser Invagination einen „Urmundrand und Urmundlippen" unterscheiden. Mit dem letzteren Ausdruck wird besonders die vordere Umgrenzung des Randes (vordere Urmundlippe) und seine hintere Um-

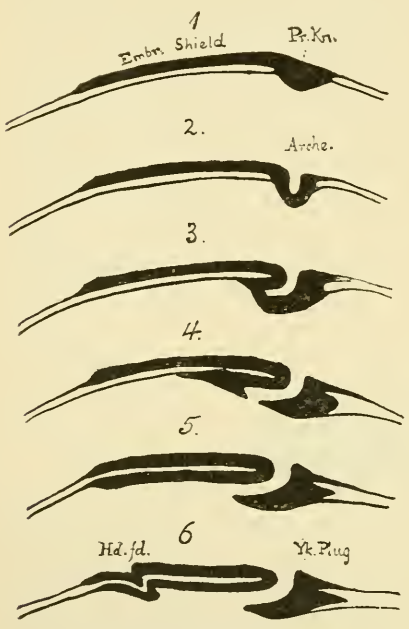


Fig. 49.

Gastrulation der Schildkröten. Sechs aufeinander folgende Stufen der Entwickelung des Canalis neurentericus. Nach Mitsukuri.

Pr.kn. Primitivstreif, *Arche* Urmund. *Hd.fd.* Kopffalte, *Yk.Pug* Dotterpfropf.

Urmundlippen.

[1]) *νεῦρον* Mark, Rückenmark, *ἔντερον* Darm. — [2]) Der Prozess der allmählichen Invagination ist nur von den Tieren her bekannt, verläuft bei dem Menschen jedoch wohl ebenso.

grenzung (hintere Urmundlippe) bezeichnet. Ist, wie bei vielen Formen, der Urmundrand länglich, so liegen eben diese Lippen nicht vorn und hinten wie bei dem Menschen, sondern rechts und links, wie bei dem Kaninchen (Fig. 47) oder den Vögeln (Fig. 32) und das mag für das Aussehen einer solchen Invagination wichtig und für die Entwickelung der einzelnen Species charakteristisch sein, weil dadurch die Form einer schmalen Spalte entsteht; für das Wesen des Vorganges bei den Amnioten ist jedoch eine runde oder eine längliche Eingangsöffnung gleichgültig. Die Anfangsstufen der Invagination (Fig. 49, zweiter und dritter Schnitt), vor dem Durchbruch des Entoderms, sind der Gastrula der Anamnien vergleichbar. Hier wie dort werden Ektodermzellen becherförmig eingestülpt. Die kleine Höhle kann deshalb als eine Wiederholung des Urdarms (Gastrula) bezeichnet werden (Fig. 49, Nr. 2 u. 3, Archenteron).

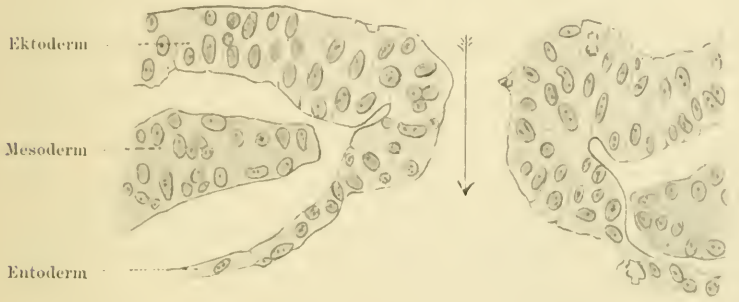


Fig. 50.
Canalis neurentericus des menschlichen Embryo von 2 mm. Nach Graf Spee.

Hat der Durchbruch stattgefunden, dann ist bei den Amnioten und auch bei dem Menschen eine Verbindung mit dem Entoderm und damit auch mit dem Dottersack hergestellt (Figg. 49 und 50), denn die Verbindung trifft die dorsale Wand des Dottersackes und diese verwandelt sich in das Darmrohr vermittelst der Darmrinne. Das Ende des ganzen Einstülpungsprozesses besteht also bei den Amnioten und dem Menschen in der Herstellung einer Verbindung zwischen Ekto- und Entoderm und in einer Neubildung von mesodermalen Zellen, die sich zwischen die beiden primitiven Keimblätter hineindrängen.

Das Gebiet des Primitivstreifens wird später von der Medullarrinne umschlossen und so in das Gebiet des Rückenmarkes einbezogen, dass der Canalis neurentericus in das Bereich des Rumpfes bei dem Fötus und Erwachsenen verschoben wird. Eine bestimmte Stelle lässt sich nicht bezeichnen, weil das Wachstum und die Verschiebung der verschiedenen Punkte noch nicht hinreichend bekannt ist, nur der Ausgangspunkt im Bereich der Primitivrinne ist bekannt.

Der Canalis neurentericus ist bei der Gans durch Gasser gesehen worden. Dann wurde er von Hoffmann, Braun u. A. bei Embryonen mehrerer Vogelarten beobachtet. Bei Reptilien fanden ihn Kupffer und Benecke 1878. Bei Säugern ist er nachgewiesen von van Beneden beim Kaninchen und der Fledermaus, von Bonnet beim Schaf, von Heape beim Maulwurf, von Keibel beim Schwein. Die Zeit des Auftretens ist nicht bei allen Tieren gleich; bei den Wirbellosen und den niederen Wirbeltieren, auch noch bei den Reptilien gehört er zu den ersten Bildungen an der Keimscheibe. Bei den Vögeln, einem Seitenzweig der Reptilien erscheint er spät, erst nach der Anlage einer grösseren Anzahl von Urwirbeln; bei dem Maulwurf von 2 mm Länge, der ebenso schon mit Urwirbeln und Fovea cardiaca versehen ist. Beim Menschen ist er dagegen voll entwickelt, ehe noch Urwirbel auftreten. Wie die Zeit des Auftretens bei den Klassen, Familien und Species variiert, so auch die Grösse: bei den Anamnien weit, bei Amnioten eng. Aber auch hier ist mancher Wechsel bekannt. Bei dem Huhn ist der Canalis neurentericus klein im Vergleich zu dem des Straussen, der wohl ein Millimeter weit ist (Mehnert, Anat. Kongr. 1895). Die Primitivrinne mit ihren Primitivwülsten und der Canalis neurentericus sind offenbar Bildungen, die in einem innigen Zusammenhang mit einander stehen. Durch die Vergleichung der verschiedenen Klassen der Vertebraten untereinander ist die Ansicht entstanden, dass diese beiden Eigenschaften der Keimhaut der Amnioten ein altes Erbe sind, das auf die Gastrula der Anamnien zurückgeführt werden muss. Die Invagination, hier von grosser Einfachheit, hat bei der Vererbung auf die Amnioten eine andere komplizierte Form angenommen. Canalis neurentericus ist nur eine andere Bezeichnung für denselben Vorgang, der bei den Anamnien als Gastrula, als Urmund, Prostoma und als damit verbundene becherförmige Vertiefung bekannt ist. Die zahlreichen Varianten der Gastrula lassen sich befriedigend durch Vermehrung oder Verminderung des Nahrungsdotters erklären. Das folgende Raisonnement ergiebt sich auf dem Boden der Thatsachen. Der erste Differenzierungsvorgang, welcher auf die Furchung folgt, besteht in der Sonderung der Zellen in zwei Schichten, das Ektoderm und das Entoderm, wobei zugleich ein doppelwandiger Sack entsteht, entsprechend dem zweischichtigen Zustand des Organismus bei den Protozoën. Die Art der Entstehung bei dem Amphioxus, dem niedersten Vertebraten, ist aus dem schon Mitgeteilten bekannt. Der Amphioxus hat aber holoblastische[1]) Eier, welche sich infolge ihres geringen Gehaltes an Nahrungsdotter vollständig furchen. Bei den Selachiern steigt die Menge des Nahrungsdotters so, dass die Furchung zu einer partiellen wird und der grösste Teil des Dotters ungefurcht verwendet wird (meroblastische[2]) Eier). Die Folgen der Zunahme des Nahrungsdotters machen sich in der ganzen Anlage des Keimes und auch bei der Gastrulation geltend. Der Keim wird scheibenförmig und damit die Gastrula, nicht wie bei dem Amphioxus glockenartig, sondern platt (Discogastrula); die Eingangsöffnung ist dann nicht mehr ein runder, sondern ein spaltförmiger Urmund, von zwei Wülsten begrenzt, die vorne geschlossen sind und hinten sichelförmig in den Rand der Keimscheibe übergehen.

Bei den Säugern ist der einst im Ei vorhandene Nahrungsdotter verschwunden und dabei gleichzeitig der Urmund dorsal verlegt worden. Die Veranlassung zu solchen Änderungen ist noch keineswegs genügend

[1]) ὅλος ganz (furchend). — [2]) μέρος der Teil (nur zum Teil sich furchend).

bekannt und es bedarf noch vieler Forschungen, um die einzelnen Phasen dieses weitverbreiteten Vorganges aufzudecken, aber die allgemeine Homologie der Gastrulae bei verschiedenen Tierformen ist trotz mancher Widersprüche dennoch unverkennbar. Die Formen bei holo- und meroblastischen Eiern zwingen die Invaginationen zu grossem Wechsel, sogar so weit, dass ihre Bedeutung für den Aufbau des Entoderms verloren geht, aber es bleiben andere Übereinstimmungen, die deutlich genug den Zusammenhang erkennen lassen. Die Gastrulation wird schliesslich nur mehr auf wenige äusserliche Zeichen beschränkt, während die inneren Vorgänge für die Herstellung des Entoderms bedeutungslos geworden und lediglich nur noch als ein wertvolles Symbol der gemeinsamen Organisation in Betracht kommen.

Urmund, Mund und After.

Es zeigt sich auch hier eine Vielseitigkeit, mit der die Natur das Thema fast endlos zu variieren vermag. In manchen Formen wird der Urmund direkt zum Mund des Tieres: Medusen, viele Anneliden und einige Mollusken. Bei anderen wird er zum After: Neunaugen: in anderen Fällen schliesst er sich gänzlich und der After entsteht als eine Neubildung: bei allen Amnioten. Bei den Amphibien wird er überdies in einen vorderen und hinteren Porus abgeschnürt: der vordere wird zum After, während der hintere bei Beginn der Bildung des Nervensystems von den Medullarfalten überwachsen und in einen Verbindungskanal zwischen Medullar- und Darmrohr (Canalis neurentericus) umgewandelt wird, welcher sich später schliesst. Bei allen Amnioten, auch dem Menschen, ist jede Beziehung zum After aufgegeben, wie bei dem Amphioxus, dagegen hat man hier wie dort die vorübergehende Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr. Das sind zweifellos enorme Varianten in der Verwendung eines und desselben Gebildes bei den verschiedenen Tieren, wenn daraus bald Mund, bald After, bald keines von beiden hervorgeht, aber diese Varianten sind nicht so gross als jene der Tiere, die aus den Eiern hervorgehen. Wir stehen also bei der Gastrulation vor der grossen Variation eines und desselben Gebildes. Die Gastrulation verliert nichts von ihrer allgemeinen Bedeutung, wenn wir auch eine grosse Übereinstimmung in dem Wesen des Vorganges voraussetzen. Haeckel und Rabl sind die Begründer dieser Auffassung, Bütschli (Morphologisches. Jahrbuch. Bd. 9, 1884), Metschnikoff (Embryologische Studien an Medusen, Wien 1886, und Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 37, 1885) vertreten andere Ansichten. — Wenn wir von dem oben dargelegten Standpunkt aus den Canalis neurentericus der Amnioten betrachten, so sehen wir bei den Reptilien z. B. ein Gastrulastadium im hinteren Bereich der Keimscheibe in Form einer grubenförmigen Vertiefung des Ektoderm, von deren Wänden eine solide Zellenwucherung (Fig. 49) ausgeht, die sich gerade nach vorne ausbreitet, wie der Primitivstreifen des Kaninchens, dann aber auch nach

hinten sich bogenförmig ausladet und dort sich als Sichel bemerkbar macht: Bildungsstätten des Mesoderm. in der Form verschieden, im Wesen gleich. Bei den Vögeln findet sich statt der Grube an der Oberfläche der hinteren Keimscheibenhälfte eine sagittale Rinne, die bekannte Primitivrinne, vom Boden dieser Rinne geht wie bei den Reptilien ein Canalis neurentericus aus und von den Wänden der Rinne eine solide Zellwucherung, die Primitivstreifen und Sichel genannt werden und sich allmählich über den ganzen Dotter ausbreiten: nach allem Vorhergegangenem lediglich eine eigenartige Form der Gastrulation. In ähnlicher Weise liegen die Verhältnisse bei den Säugern und bei dem Menschen. Dann aber ist die Primitivrinne, auch wenn sie nur mehr partiell durchbohrt wird, lediglich eine besondere Abart des Urmundes.

Gasser, Marburger Schriften f. d. ges. Naturwiss. Bd. 11. 1878 und Arch. f. Anat. 1882. — Kupffer, C. v., Zool. Anz. Bd. 2 S. 520, 593, 612. 1879. — Rauber, A., Primitivstreifen und Neurula der Wirbeltiere. Leipzig 1877. — Rauber, A., Primitivrinne und Urmund. Beiträge zur Entwickelungsgesch. des Hühnchens. 8°. Leipzig 1876. Mit 2 Kupfertaf. — Duval, M., Compt. rend. Soc. de Biol. Paris 1880. — Bellonci, G., Mem. R. Accad. Lincei. Vol. 19. 1884. Roma. — Ryder, J. A., Contribution to the Embryographie of the Blastoporus. Unit. States Fish-Commission. Washington 1882. Mitsukuri, Anat. Anz. 1893; und Journ. of the Coll. of Sc. Japan. Vol. 10. 1896.

V. Chorda dorsalis, Wirbelsaite.

Die Chorda dorsalis stellt bei dem menschlichen Embryo von 5 mm Länge (3. Woche) einen cylindrischen Zellenstrang dar aus grossen Chordazellen, freiliegend. Die Chorda hat um diese Zeit noch keine Scheide, welche die Zellen umschliesst, keine Lagen einer streifigen Substanz trennen sie von den mesodermalen Zellen, welche spärlich sich in der Umgebung befinden. Sie besitzt bei dem Menschenembryo dasselbe Lageverhältnis wie bei Wirbeltieren, nämlich zwischen Medullarrohr und Darmrohr. Bei menschlichen Embryonen von 10 mm Länge (Ende der 4. Woche) wird die Chorda mit einer strukturlosen Haut (Cuticula bedeckt), wohl eine Ausscheidung der Chordazellen. Wo im Bereich des Rumpfes oder Kopfes dieser cylindrische Strang auf Querschnitten erscheint, hat er die Form eines Kreises, gefüllt mit fein granulierten kernhaltigen, polygonalen Zellen. Sie sind ohne Ausläufer, während die Zellen des umgebenden Mesoderm protoplasmatische Ausläufer besitzen und sich dadurch deutlich von den Chordazellen unterscheiden.

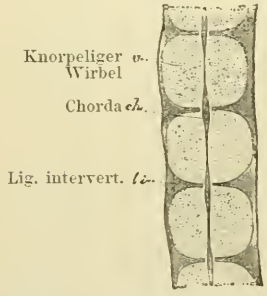


Fig. 51.
Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines acht Wochen alten menschlichen Embryo in der Brustgegend. Aus Kölliker.

Bei menschlichen Embryonen von 17 mm bis 2 cm Kopfsteisslänge

ist eine mesodermatische Chordascheide[1]) vorhanden, d. h. eine 10 μ dicke Schichte, welche die Chordazellen umschliesst. Sie enthält Zellen, die als Chordaepithel bezeichnet werden. Die Chordazellen zeigen jetzt keine bestimmten Konturen mehr. Gegen das Ende des zweiten Monats schwindet die Chordascheide und ist zu Anfang des vierten Monats bis auf unbedeutende Reste beseitigt. Der anfangs cylindrische Chordastrang bekommt später rosenkranzähnliche Anschwellungen im Bereich der Zwischenwirbelränder (Fig. 51) und des Schädels. Diese Anschwellungen treten mit dem Schwund der Chordascheide auf. Im Bereich der Wirbelsäule weisen sie vielleicht auf metamere Herkunft, d. h. sie deuten die Teilstücke noch an, aus denen sich der Wirbeltierleib wie derjenige Wirbelloser aufbaut. Bemerkenswert ist, dass die metameren Zeichen nicht sogleich bei der Anlage, sondern erst später auftauchen, eine Erscheinung, die sich aber an vielen anderen Organen wiederholt. Die weiteren Verände-

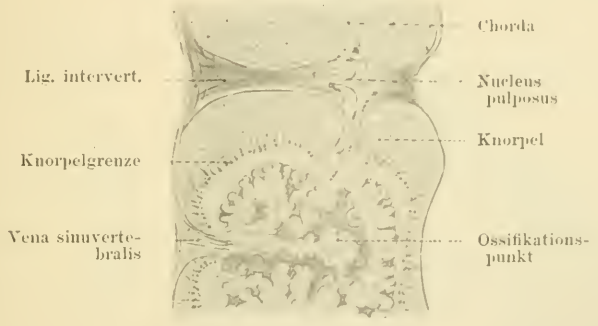


Fig. 52.
Chorda und Wirbel. Menschlicher Fötus. 12 cm Länge ($3^1/_2$ Monat). Nach Lebouecq.

rungen lassen bei den Säugetieren und dem Menschen drei Stufen unterscheiden:

I. Die Chorda durchzieht ohne Unterbrechung die knorpeligen Wirbelkörper:

II. Die Chorda zeigt Unterbrechungen entsprechend der Gliederung der Wirbelsäule. Im Innern der Zwischenwirbelbänder, durch welche

[1]) Unter Chordascheide ist nicht der Knorpelkanal gemeint, der im Bereich der embryonalen Wirbelkörper die Wirbelsaite umschliesst, sondern eine ihr unmittelbar aufliegende, zu ihr direkt gehörige Umhüllung von Zellen und einer cuticularen Scheide, worunter eine im Beginn strukturlose, dünne Membran zu verstehen ist, welche bei weiterer Entwickelung beträchtlich verändert wird. Die Untersuchungen hierüber sind noch nicht abgeschlossen, doch ist soviel erkannt, dass die cuticulare Scheide eine Ausscheidung des Chordaepithels ist. Bei den Amphibien hat die Chordascheide eine einfache Zellschicht: „Das Chordaepithel". Das vorübergehende Auftreten eines Epithels bei menschlichen Embryonen ist vielleicht aus dem Bau der Chorda bei den niedern Wirbeltieren zu erklären. Sie haben alle, entweder dauernd oder doch längere Zeit hindurch, eine Chordascheide. Im Ligamentum suspensorium dentis des menschlichen Embryo soll sie sich freilich bis zum 4. Monat erhalten, ebenso in dem Basilare (Michalkovics, Paulisch).

Chorda-gallerte.

die Chorda, auf dem Weg von einem Wirbel zu dem andern hindurchzieht, entstehen Anschwellungen. Die Zellen der Chorda vermehren sich an diesen Stellen und sind in der Chordagallerte, dem Nucleus pulposus eingebettet (Fig. 52), bei dem neugeborenen Kinde als Zellenhaufen von 27—54 μ grossen Zellen. Die Zellen enthalten deutliche Kerne und mit Flüssigkeit gefüllte Vakuolen von 10—27 μ Grösse. Die Zellenhaufen sind von einer streifigen Bindesubstanz, deren Balken grosse Flüssigkeit führende Hohlräume umschliessen, begrenzt. Diese Bindesubstanz geht ohne bestimmte Grenze in das Gewebe der Zwischenwirbelbänder über (menschliche Embryonen 5. Monat, Lebouc q).

III. Reduktion der Chordareste und zwar vollständige Reduktion in den Wirbelkörpern, partielle Reduktion in den Zwischenwirbelbändern. Die Chordazellen existieren, freilich verändert im Vergleich

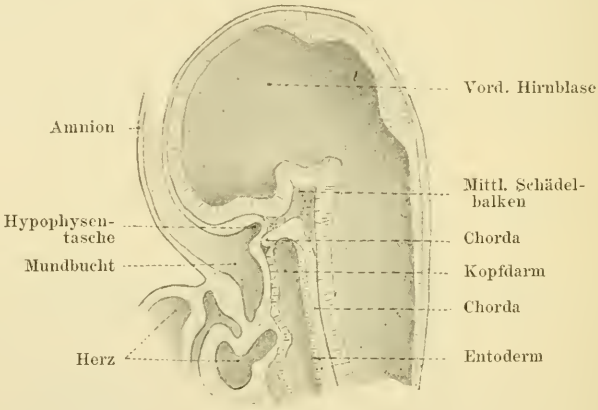


Fig. 53.
Kaninchenembryo, 8—12 Urwirbel. Sagittalschnitt, Vorderrumpf. Nach Keibel.

mit den embryonalen, noch in den Zwischenwirbelbändern der Erwachsenen. Aber nicht nur hier, sondern auch in den knorpeligen Teilen der Wirbelsäule erhält sich bei Embryonen die Chorda länger als im Steissbein, im Zahn des Drehwirbels und in der Schädelbasis (H. Müller). In dem 1. Intervertebralknorpel eines 38 mm langen menschlichen Fötus fanden sich zwei Chordaanschwellungen (Romiti).

1. Vorderes und hinteres Ende der Chorda.

Das vordere Ende der Chorda bleibt von seiner ersten Anlage her eine Zeitlang mit dem innern Epithel der Rachenhaut in Verbindung (Fig. 53). Einige Zeit nach dem Durchreissen löst sich die Chorda und weicht zurück, während der Vorderkopf gleichzeitig sich verlängert. Sie endet dann frei, oft mit hackenförmig gekrümmtem Ende. Bei manchen Säugern entsteht sogar eine Verbindung des gekrümmten Endes mit dem

eigentlichen Chordastab, deutliche Zeichen, dass das Kopfende der Chorda sich zurück zieht. Bei menschlichen Embryonen von 10 mm Länge befindet sich die Chorda schon weit rückwärts an der hinteren Wand des sogenannten mittleren Schädelbalkens und endigt dort, wo später die knorpelige Sattellehne auftritt (Fig. 54), also hinter der Hypophyse. Der Weg der Chorda von dem Ligamentum suspensorium dentis bis zur Sella turcica geht dabei durch die Pars basilaris des Hinterhauptbeines und den hinteren Keilbeinkörper, die im embryonalen Zu-

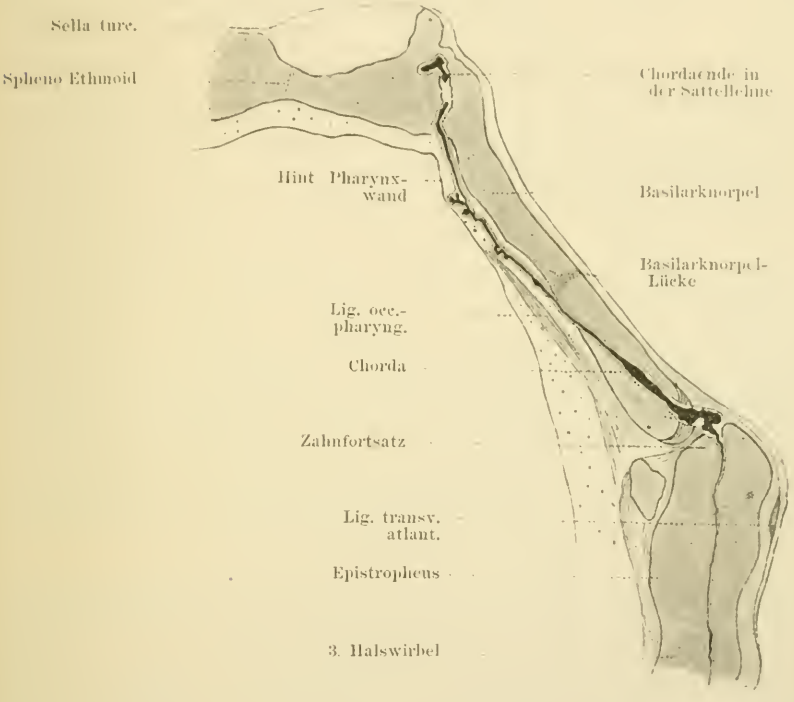


Fig. 54.
Medianschnitt durch die Schädelbasis eines 2,3 cm langen menschl. Fötus. Anfang des 3. Monats. 24 mal vergr. Nach Froriep.

stande knorpelig sind (Fig. 54). Aber diesen Weg zieht sie nicht gerade, sondern geschlängelt. Im Occipitale basilare läuft sie erst aufwärts, so dass sie in einzelnen Fällen unter das Perichondrium gelangt, dann wieder abwärts. Bisweilen verlässt sie sogar den Basilarknorpel und verläuft in dem retropharyngealen Bindegewebe, um dicht hinter der Sattellehne wieder einzutreten und hakenartig zu endigen (Fig. 54, weitere Varianten siehe bei Froriep.) Sie ist weder bei Tier- noch Menschen-Embryonen über die Sattellehne hinaus gefunden worden. Auf dieser Thatsache beruht die Einteilung des Schädels in einen

chordalen und einen prächordalen Teil. Der chordale Teil wird auch als vertebraler Abschnitt des Schädels bezeichnet (Gegenbaur). Es soll damit ausgedrückt werden, dass dieser Teil der Schädelbasis wegen der Chorda einen Ursprung aus Wirbelkörpern vermuten lässt. Der prächordale Abschnitt des Schädels enthält keine Chorda mehr und damit fehlt offenbar die Berechtigung von seiner Wirbelnatur zu sprechen, was mit dem Ausdruck: prävertebraler Abschnitt ausgedrückt werden soll. Der prächordale Teil des Schädels fehlt bei der ersten Anlage des Kopfes. Er entwickelt sich erst im Zusammenhang mit dem vorderen Abschnitt des Gehirns, mit den Augen, dem Geruchsorgan, mit dem Oberkiefer u. s. w. Er entsteht aus dem, vor dem mittleren Schädelbalken, sich ansammelnden Mesoderm und lässt an knorpeligen Teilen das Sphenoidale anterius, die Lamina perpendicularis des Siebbeines, das Septum narium u. s. w. entstehen. all diese Teile stets ohne Chorda.

Auf jener frühen Entwickelungsstufe, auf der das Gehirn nur aus drei Hirnblasen besteht und nur eine Mundbucht existiert, welche die Rachenhaut, aus Ektoderm und Entoderm, von dem Kopfdarm des Embryo abgrenzt, reicht die Chorda bis an das Entoderm heran. Mit der Entwickelung des Gesichtes wird, soweit sich die Vorgänge jetzt überblicken lassen, das Vorderende der Chorda hinter den Türkensattel zurück verlegt. Am hinteren Körperende erstreckt sich die Chorda bis zur Schwanzspitze und zwar in Begleitung des Medullarrohres. Manchmal verzweigt sich ihr Ende. Allgemein wird angenommen, dass sie dort wie das Medullarrohr mit den letzten Kaudalwirbeln der Reduktion anheimfalle. In den drei oberen Sakralwirbelkörpern verschwindet die Chorda schon bei Embryonen von 20—22 mm Nackenlänge.

Chordatasche.

Während das vorderste Ende der Chorda bei Säugetierembryonen von 4—6 Urwirbeln manche Varianten bietet, die noch nicht völlig aufgeklärt sind, z. B. die Chordatasche bei dem Oppossum (Selenka), steht die Existenz eines chordalen und prächordalen Teils des Schädels fester als je. Es giebt übrigens dafür auch einen Beweis aus der pathologischen Anatomie, nämlich das Vorkommen von Gallertgeschwülsten am Clivus, welche mit krankhaft veränderten embryonalen Resten der Chorda in Zusammenhang stehen (H. Müller, Zeitschr. f. Mediz., 3. Reihe, 2. Bd., 1858). Vor dem Türkensattel fehlen solche Geschwülste. Häufig sind in dem Retropharyngealabschnitt der Chorda Anschwellungen, die hernienartigen Säcken gleichen, welche bald mit bald ohne Scheide in das umgebende Gewebe heraustreten (Fig. 54). Diese Zellenhaufen werden oft von dem eigentlichen Chordastrang abgeschnürt und dann alle oder nur einzelne resorbiert. Der ganze Zusammenhang der Wirbelsaite wird überdies ebenfalls gelöst und bei Embryonen von vier Monaten kann man mehrfache Durchbrechungen der Kontinuität nachweisen. Froriep vermochte 7—8 solcher Anschwellungen nachzuweisen. Ob sie für die Segmentierung des Schädels in Betracht kommen können, ist wiederholt behauptet und verworfen worden.

Die Chorda ist das am meisten charakteristische Organ der Wirbeltiere, selbst jener, denen ein Kopf fehlt, wie dem Amphioxus. Alle ge-

hören zu den „Chordaten". Bei den niederen Wirbeltieren: Amphioxus, Selachier und Cyklostomen, entfaltet sie sich zu einem bedeutenden Organ und besteht bei den letzteren auch dann noch fort, wenn sie vom Knorpelgewebe umgeben wird und die Skelettbildung beginnt. Bei den höheren Wirbeltieren und dem Menschen wird sie aber durch die Anlage der Wirbelkörper, welche sie umschliessen, grossenteils vernichtet. Nur in den intervertebralen Strecken persistiert sie, ja vergrössert sich sogar und lässt schliesslich einen das Innere einnehmenden Körper, den sogenannten Gallertkern, Chordagallerte der Zwischenwirbelbänder, den Nucleus pulposus (Fig. 52), hervorgehen.

2. Subchordaler Strang.

Bei den Fischen und Amphibien erscheint bald nach der Entstehung der Chorda unter ihr eine Verdickung, welche der dorsalen Wand des Darmrohres angehört. Dieser seltsame Strang ist bekannt als subchordaler Strang. Er soll von der nämlichen Länge wie die Chorda und das Darmrohr sein[1]).

Obwohl bei den Amnioten dieser Strang noch nicht voll entwickelt nachgewiesen werden konnte, so ist doch wahrscheinlich ein Rudiment noch vorhanden, das Balfour und Marshall auf dem Entoderm des Hühnchens gefunden haben. Einer Angabe Salenskys, dass bei dem Stör der subchordale Strang in das Ligamentum longitudinale anterius der Wirbelsäule übergehe, sind auch die ebenerwähnten englischen Forscher geneigt, sich anzuschliessen. J. B. Sutton will sich davon beim Frosch direkt überzeugt haben.

Der subchordale Strang entsteht ebenfalls aus dem Entoderm. Für die Amphibien siehe: Field, Morph. Jahrb. Bd. 12. 1895. — Stöhr, Ebenda. Bd. 23. 1896.

3. Herkunft der Chorda.

Die Chorda entwickelt sich aus dem Entoderm und zwar in der axialen Linie des Fruchthofes (Fig. 55). Die Zellen legen sich dann so, dass die Spitzen nach dem Centrum gerichtet sind und die breiten Abschnitte der Zellen samt dem Kern nach aussen liegen. (Figg. 56 und 57). Im Anfang nimmt die Zellenschicht der Chorda noch unmittelbar an der Herstellung des Entoderm teil. Dann aber krümmt sie sich zu einer flachen Rinne zusammen, der Chordarinne, deren Konkavität dem Darmlumen zugekehrt ist. Man unterscheidet diese Zellenreihe des Entoderms als Chordaentoderm von dem übrigen Darmentoderm. Die „Chordarinne" vertieft sich bald, die Zellen der beiden Wände legen sich allmählich aneinander und umschliessen bei vielen Säugern einen Chordakanal. Die so geformte Chorda wird bald von dem Zusammenhang mit dem Darm ausgeschlossen (Fig. 57), was als „Ausschalten" bezeichnet wird; sie liegt dann zwischen Medullar- und

Chordarinne.

Chordakanal.

[1]) Vorkommen bei Elasmobranchiern, Teleostiern, Ganoiden, den Cyklostomen, d. h. der Lamprete und den Amphibien (Götte).

Darmrohr in das Mesoderm eingebettet. In dem vorderen Körperabschnitt tauchen neben ihr die primitiven Aortae descendentes auf (siehe die Figg. 56 und 57. Bis hinauf zu den Vögeln ist die Chorda in den ersten Entwickelungsstufen ein ansehnlicher Strang, bei den Säugetieren hat sie dagegen ein geringeres Volumen.

Drei in der jüngsten Zeit beobachtete menschliche Embryonen zeigen das oben beschriebene Verhalten mit aller Deutlichkeit. Eine von Spee beschriebene Keimscheibe 1,54 mm lang ohne Ursegmente zeigt die Chordaentoblasten noch flach ausgebreitet. Ein Embryo mit 8, und ein anderer mit 14 Urwirbeln: das Stadium der Chordarinne, ältere Embryonen die Chorda aus dem Entoderm ausgeschaltet, unter dem Medullarrohr. Dieser eben geschilderte Entwickelungsgang ist in voller Übereinstimmung mit dem bei Amphioxus und den bisher untersuchten Selachiern, Amphibien und Reptilien. Für die Feststellung des primitiven Weges, den die Entwickelung der Wirbelsaite genommen, sind die nieder stehenden Formen ausschlaggebend. Die neuesten Untersuchungen über denselben Vorgang bei einigen Säugern stehen damit nur scheinbar in Widerspruch. Es hat sich allerdings gezeigt, dass die

Fig. 55.

Menschl. Embryo von 8 Urwirbeln. 2,69 mm Länge. Querschnitt. Stark vergr.

Chordazellen beim Meerschweinchen, Kaninchen und der Fledermaus im Mesoderm zuerst erscheinen, allein sie treten dann doch auf kurze Zeit mit dem Entoderm in Verbindung. Der Vorgang ist folgender: Die Chorda tritt als eine Verdickung des Mesoblast auf. In dieser Verdickung entsteht ein Chordakanal wie bei den niederen Formen; dieser Kanal öffnet sich später gegen das Entoderm (bei Embryonen von Kaninchen und Meerschweinchen von 7—12 Urwirbeln) und bildet auf kurze Zeit eine Chordarinne. Diese sogenannte „Einschaltung der Chorda in das Entoderm“ kommt für gewöhnlich bei dem Meerschweinchen nur an der äussersten Spitze, bei dem Kaninchen, dem Hund und der Fledermaus dagegen in grösserer Ausdehnung vor. Später erhält dann die Chorda ihre definitive Lage, wie bei allen Formen zwischen Medullar- und Darmrohr, sie wird wieder „ausgeschaltet“. Diese Art der Chordaentwickelung ist trotz der Beteiligung des Mesoderm dennoch beherrscht von der alten ursprünglichen Regel, die sie als eine Bildung des inneren Keimblattes aufweist. Die Vorgänge spielen sich in umgekehrter Reihenfolge ab. Die Chordazellen rücken aus dem Mesoderm in das Entoderm, halten sich eine Zeitlang in Reih und Glied mit den Entodermzellen auf, um endlich an ihren definitiven Platz zu rücken. Den objektiven Angaben so vieler Beobachter danken wir den Nachweis dieser seltsamen Umkehr des ganzen Vorganges; es zeigt sich damit eine Abänderung des ganzen Ent-

wickelungsganges, welche höchste Beachtung verdient. Ohne das Entwickelungsprinzip aufzugeben, entstehen doch Varianten, welche lange Zeit irre geführt haben. Mesodermzellen bilden allerdings bei einigen Säugern das Chordagewebe, aber diese Zellen müssen doch in das Entoderm hinabsteigen und so ihre alte Herkunft aufweisen. Die alte Regel bindet sie, wenn auch nur auf kurze Zeit, entodermale Natur anzunehmen. Daraus geht zweierlei hervor; 1. dass das Mesoderm bei seinem ersten Auftreten innerhalb der Säuger noch nicht endgültig differenziert ist, 2. dass der Mensch während seiner Entwickelung dem alten phylogenetischen Gesetze, was die Chordaentwickelung betrifft, treu bleibt. — Ein der Chorda der Wirbeltiere ungemein ähnliches Gebilde besitzen die frei umherschwimmenden Larven der Ascidien, das sie in derselben Weise, wie der Amphioxus entwickeln. Sie bilden freilich dieses wichtigste Organ des Wirbeltierkörpers späterhin nicht weiter aus. Allein man darf aus dieser Anlage doch den Schluss auf eine Verwandtschaft der Manteltiere mit den

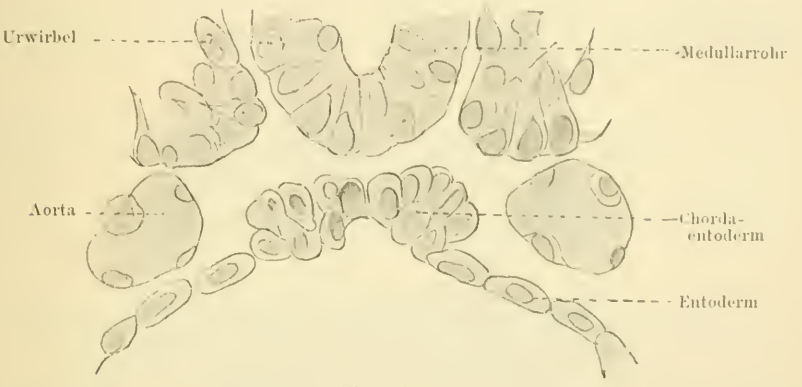


Fig. 56.

Menschl. Embryo mit 13 Urwirbeln (14—16 Tage alt), 2,5 mm Länge. Querschnitt. Starke Vergr. (Immersion)

Wirbeltieren ziehen, in der Form, dass beide Gruppen aus einer gemeinsamen Wurzel entsprossen sind. Ausführliches bei Haeckel.

Früher liess man die Chorda aus dem Mesoderm hervorgehen. Die verbesserten Untersuchungsmethoden und die Verhältnisse bei den niederen Wirbeltieren haben aber den richtigen Weg gezeigt, nämlich die Herkunft aus dem Entoderm. Diese Auffassung der Chorda gewinnt wesentlich an Stärke durch die Berücksichtigung der von der vergleichenden und der pathologischen Anatomie klargelegten Erscheinungen. Die Chorda persistiert, umgeben von mesodermalem Gewebe, in einer ganz spezifischen Form, sowohl in der Wirbelsäule wie im Schädel. Diese Dauerbarkeit der Chorda geht durch das individuelle Leben der ganzen Wirbeltierwelt hindurch. So sehr sich auch die Chorda verändert, sie bleibt immer, sei es in ganzer Ausdehnung oder nur stückweise erhalten. Das ist als ein Zeichen besonderer Beschaffenheit ihrer Zellen zu deuten. Wenn nun die Entwickelungsgeschichte lehrt, dass sich das untere Keimblatt in hervorragender Weise beteiligt, so wird durch die Verschiedenheit der Her-

Persistenz der Chorda.

kunft der Unterschied des Verhaltens im Mesoderm aufgeklärt und umgekehrt deutet die ganz exceptionelle Erhaltung im Innern des mesodermalen Gewebes auf eine Verschiedenheit der Herkunft.

Spaltung der Wirbelkörper.

Was die Lehren der pathologischen Anatomie betrifft, so spricht eine bedeutungsvolle Erfahrung ebenfalls zu gunsten der Herkunft der Chorda aus dem Entoderm. Es ist dies die Spaltung der Wirbelkörper bei Meningocele sacralis anterior. Solche Fälle gehören zu den Seltenheiten, sind aber doch schon mehrfach beschrieben. Aus einer Abhandlung von Kroner und Marchand ist die genaue Beschreibung der Spaltung des ersten Sakralwirbels bei einer 20jährigen Person zu entnehmen. Ferner sind bekannt geworden Spaltungen des zwölften Dorsal- und der beiden ersten Lendenwirbel (Cruveilhier), sämtlicher Rückenwirbel, während Hals- und Lendenwirbel intakt waren (Rindfleisch); endlich sogar Spaltung sämtlicher Wirbelkörper von der Basis des Schädels bis an ihr unteres Ende und in ihrer ganzen Dicke. Die Spalte war in der Mitte durch die nach aussen gekehrte Schleimhaut des ektopierten Magens verschlossen. Auf diese Missbildungen fällt mit dem

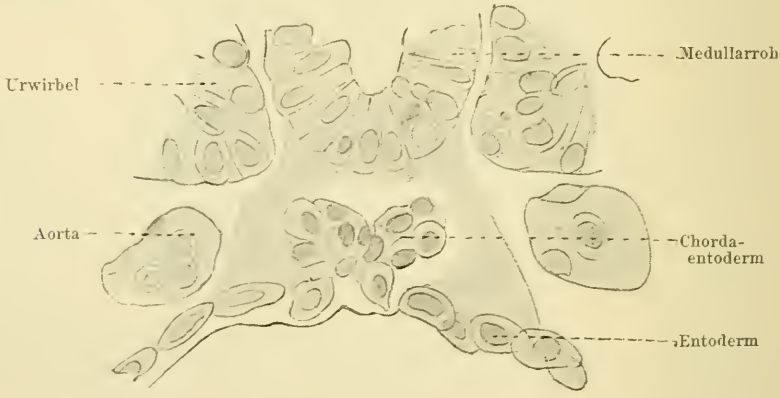


Fig. 57.

Menschl. Embryo mit 13 Urwirbeln (14—16 Tage alt), 2.5 mm Länge. Querschnitt im Bereich des Mitteldarms. Starke Vergr. (Immersion.)

Nachweis eines Chordaentoblast bei dem Menschen ein neues Licht, denn während der Embryonalperiode von 8—13 Metameren besteht eine Kommunikation des Darmrohres mit dem axialen Strang der Wirbelkörper, d. i. mit der Chorda (siehe Figg. 55 und 56). Bleibt die Entwickelung hier stehen, so kann, abgesehen von sekundären Störungen, das Darmrohr mit einer Wirbelkörperspalte in Verbindung stehen.

Bei Spaltungen der Wirbelkörper finden sich meist Verbindungen mit dem Sack der Dura mater. Auch hierfür enthalten die Figuren 55 und 56 manche Aufklärung. Kommt es nämlich zu einer Störung der Entwickelung bei Embryonen von 8—13 Metameren, dann wird die Spalte später bis zu dem Wirbelkanal reichen und mit den Hirnhäuten zusammenhängen, also eine Meningocele entstehen können. Alle Erfahrungen gestatten mithin den Schluss: Die Entwickelung der Chorda von dem Entoderm aus ist die typische Entstehungsart

dieses Organes und der menschliche Embryo macht keine Ausnahme, sondern bleibt hierin der alten Regel treu. Die zahlreichen Varianten, denen man bei manchen Vertebraten begegnet, können auf den Typus der Chelonier zurückgeführt werden, bei denen die Entstehung aus dem Entoderm ebenso sicher steht wie bei dem Menschen.

Spee, Graf v., Mitteilungen f. d. Verein Schleswig-Holsteinscher Ärzte. Heft 11. 1887; ferner Arch. f. Anat. 1889. — Mitsukuri und Ishikawa, Quart. Journ. Bd. 27. 1886. — Hasse, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 53. Suppl. 1892. Bd. 55. 1892/93. Bd. 57. 1893.

VI. Das mittlere Keimblatt, Mesoderm.

Gastrales und peristomales Mesoderm. Stammzone und Parietalzone. Parietales und viscerales Blatt des Mesoderms. Herkunft des mittleren Keimblattes Histogenetische Bedeutung der Keimblätter. Homologie des mittleren Keimblattes. Der Begriff Keimblatt.

Drei Keimblätter.

Zwischen den beiden primären Keimblättern entsteht bei allen Wirbeltieren und vielen Wirbellosen ein drittes Keimblatt, das Mesoderm (Fig. 58). Zellen, welche durch Vermehrung der schon vorhandenen entstanden sind, vereinigen sich zu dem Mesoderm. Es ent-

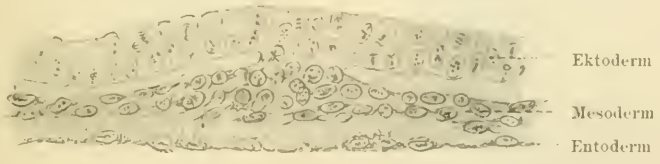


Fig. 58.

Kaninchen-Keimblase. Schnitt durch den Fruchthof an der hintern Grenze des Hensenschen Knotens. Nach Rabl.

steht nach und nach und legt sich an: 1. in der Achse der ovalen Keimhaut; ihr Auftreten fällt dort mit dem des Primitivstreifens zusammen, der am hinteren Ende des Fruchthofes beginnt und nach vorn weiterschreitet; 2. an dem hinteren Ende des Fruchthofes, wobei sich das Mesoderm dem Rande der Keimscheibe entlang erstreckt (bei den Sauropsiden als Sichel bezeichnet). Dieses mittlere Keimblatt besteht anfangs aus rundlichen Zellen: sie werden aber bald eckig, ziehen sich in zwei oder drei Fortsätze aus, wodurch sie sich deutlich von den Zellen der primären Keimblätter unterscheiden, welche epitheliale Formen besitzen. Bei den Säugern, wie bei vielen Metazoën, liegen die beiden ersten Keimblätter nach ihrer Entstehung bekanntlich enge aneinander. Sobald das mittlere Keimblatt dazwischen auftritt, wird der Fruchthof nicht gleichmässig sondern an bestimmten Stellen und zwar im axialen und peripheren Gebiet verdickt. Am stärksten häufen sich die Mittelblatt-

zellen in der Achse des Fruchthofes an. Sie hebt sich dort bald deutlich als Primitivstreifen hervor. Das anfangs in zwei Abschnitte gesonderte Wachstum des Mesoderm hört bald auf; die getrennten axialen und peripheren Massen fliessen zusammen, und es kommt zu einer zusammenhängenden Platte, die sich dann über den ganzen Fruchthof erstreckt. Später zerfällt sie jedoch in zwei symmetrische Hälften (Fig. 61).

Das mittlere Keimblatt des Fruchthofes hat später niemals einen direkten Zusammenhang mit den umgebenden Medien. Es ist durch das äussere und innere Keimblatt vollkommen abgeschlossen. So bleibt es während des ganzen übrigen Lebens, wenn wir berücksichtigen, was aus dem Mesoderm hervorgeht: Muskeln, Knochen, Herz, Blut- und Lymphgefässe mit dem Blut selbst, nebst solchen Teilen anderer innerer

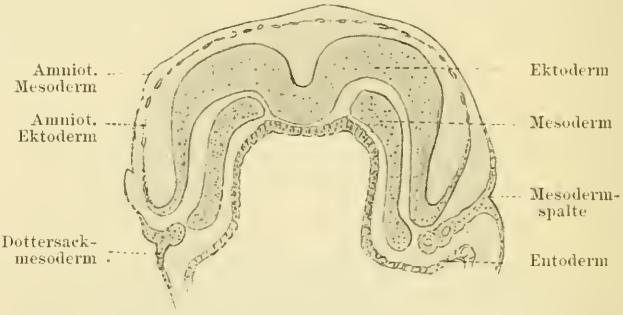


Fig. 59.
Mittleres Keimblatt eines menschlichen Embryo, noch ohne Urwirbel und ohne Chorda. Querschnitt. Nach Keibel.

Organe, z. B. dem Bindegewebe der Leber, des Pankreas, der Mesenterien, welche wenigstens keine direkten Beziehungen mit der Aussenwelt haben. Von geringfügigen Einschränkungen dieses Satzes abgesehen, zeigt sich, wie bei den beiden primären Keimblättern, das Schicksal des Mesoderms entschieden. Mit seinem Erscheinen ist bei dem Stamm der Wirbeltiere und selbst noch weit hinab, bei Tierstämmen Wirbelloser, ein Fortschritt in der weiteren Differenzierung des Keimes eingeleitet. Mesodermentstehung ist die gemeinsame und unerlässliche Bedingung für die Organisation aller höheren Tierformen.

a) Stammzone und Parietalzone.

Das weitere Wachstum des Mesoderm führt in dem Fruchthofe zu folgenden schon oben erwähnten Gliederungen:

1. Zu der Bildung der Stammzone: sie liegt zu beiden Seiten der Primitiv- und der Medullarrinne und umfasst beide vorn und hinten; Fig. 32, S. 76 und Fig. 59. Sie erhebt sich bald durch Vermehrung der in ihr vorhandenen Mesodermzellen über die Ebene des

Fruchthofes, wodurch der Rücken des Embryo mehr und mehr aus der Keimhaut emporragt (Fig. 60);

2. der Parietalzone; sie bildet einen zweiten helleren Saum innerhalb des Fruchthofes, der die Stammzone einrahmt. Die Grenze zwischen Stamm- und Parietalzone bildet eine Rinne, die sog. Grenzrinne. Diese Grenzrinne schneidet nicht nur in das Mesoderm eine Marke, sondern auch in das Ektoderm. Von dem Auftreten der Grenzrinne an besitzen die Wachstumsvorgänge innerhalb der beiden Zonen eine gewisse Unabhängigkeit. Grenzrinne

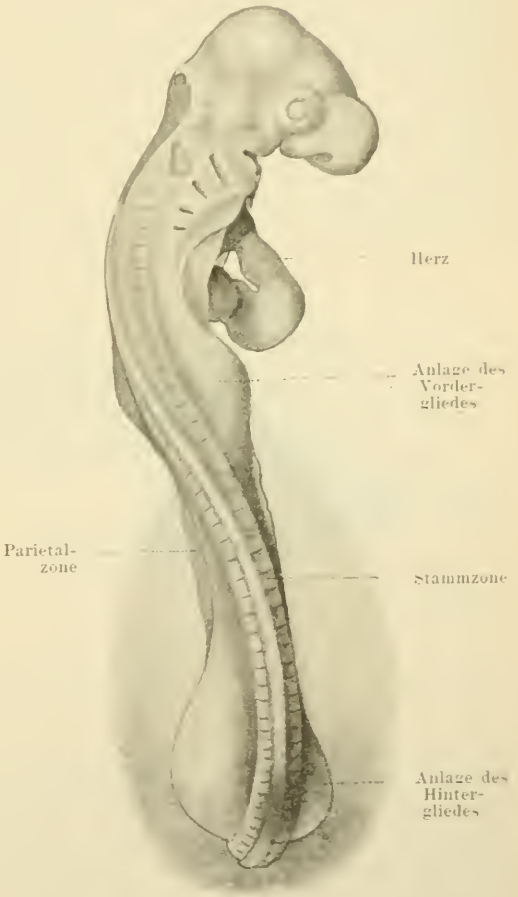


Fig. 60.
Hühnchen vom 4. Tag der Bebrütung. 15 mal vergr. Vom Rücken gesehen. Nach His.

Die Bezeichnung Stammzone darf nicht in dem Sinne der deskriptiven Anatomie aufgefasst werden, welche an jedem höher gegliederten Organismus Stamm und Glieder unterscheidet und Stamm gleichbedeutend mit Rumpf nimmt. Im embryologischen Sinne bedeutet Stammzone denjenigen Abschnitt des Rumpfes, in welchem Medullarrohr, Chorda, Urwirbel und der exkretorische Apparat auftauchen. Die Parietalzone enthält dagegen die Grundlage für einen Teil der ventralen Rumpfwand, des Herzens und des Darmrohres des Embryo. So früh ist durch die Grenzrinne das Material für später auftretende Regionen des Körpers schon gesondert, wie sie bei dem individuellen Ausgestalten nach uralter Vererbung zum Gesetz gemacht ist. Sei es, dass Sauropsiden oder Batrachier oder Fische der Untersuchung unterbreitet werden, diese beiden Zonen sind stets ausgeprägt, wenn auch in verschiedener Form. Die Grenzrinne ist nur seitlich scharf ausgeprägt, am Kopf und Schwanzteil des Fruchthofes nicht. Im Bereich der Grenzrinne erscheint später bei Fischen und Amphibien ein Bindegewebsseptum und in ihm die Seitenlinie. — Im Anfang beschränkt sich das Mittelblatt auf das Gebiet des Fruchthofes. Später dehnt

es sich aus und umwächst zwischen den beiden primären Keimblättern fortschreitend die ganze Keimblase. Bei dotterreichen Eiern lässt sich dieser Prozess mit freiem Auge Schritt für Schritt verfolgen, weil ein deutlicher Wulst die Umwachsung bezeichnet. Der Vorgang der Umwachsung ist bei dem Menschen noch nicht beobachtet.

Vier Keimblätter.

Spaltung des einfachen Mesoderm in zwei Blätter ist der nächste Schritt für den Aufbau eines höheren Organismus. Die Spalte beginnt bei dem Menschen und den Säugern an dem Rande des Fruchthofes und schreitet nach der Mittellinie hin, doch macht sie an der Stammzone Halt. Innerhalb der Parietalzone rückt sie nach dem Vorder- und Hinterende hin, und bringt so zwei Blätter statt des früher einfachen hervor. Der Fruchthof enthält dann vier Keimblätter, die sich in folgender Weise verhalten: das eine dieser neuen Blätter folgt dem Ektoderm und bildet das parietale Blatt des Mesoderm[1])

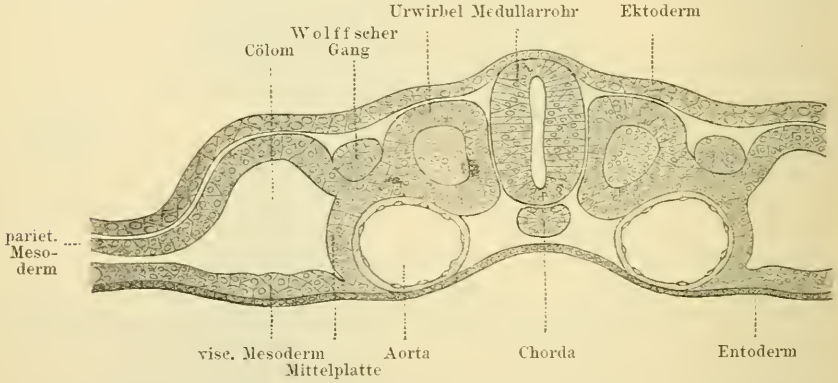


Fig. 61.

Embryo vom Vogel mit vier Keimblättern vom Anfang des 3. Tages. Querschnitt. 170 mal vergr.

(Fig. 61), das in die ventralen Wandungen des Rumpfes übergeht. Das andere Blatt folgt dem Entoderm und heisst viscerales Blatt des Mesoderm[2]). Aus ihm geht die muskulöse Wand und die Serosa des Darmrohres hervor, ebenso die Mesenterien. Die Spalte selbst erweitert sich und füllt sich mit Urlymphe. Sie heisst primitive Leibeshöhle oder Cölom: die erste Stufe der späteren Pleuroperitonealhöhle, welche Darmrohr und seine Adnexa durch das ganze Wirbeltierreich aufnimmt. Das Cölom erstreckt sich nicht in die Stammzone hinein (Fig. 61), und nicht in den vorderen Abschnitt der Parietalzone, die sich an der Bildung des Kopfes beteiligt. Die Spaltung des Mesoderm ist jüngst bei einem menschlichen Embryo gesehen worden; sein Fruchthof mass in der Länge 1,54 mm; sein Alter war ca. 10 Tage. Die Spalte beginnt an der Peripherie des Fruchthofes und ist eben im Begriff, in die solide Parietal-

1) Früher Hautfaserblatt genannt. — 2) Früher Darmfaserblatt genannt.

zone des Mesoderm einzudringen (Fig. 59). Bei dem Huhn und der Ente vollendet sich die Spaltung des Mesoderm während des 3. und 4. Tages.

Die beiden neuen Keimblätter bleiben nicht isoliert, sondern legen sich an die Grenzblätter an. Mit dem Ektoderm verbindet sich das parietale Blatt des Mesoderm, mit dem Entoderm das viscerale Blatt des Mesoderm. Ist dies geschehen, dann bleiben sie während der ganzen Zukunft in dieser Weise mit einander verbunden (Fig. 62). Die dazwischen befindliche Spalte bleibt als Cölom oder Pleuroperitonealhöhle (Figg. 61, 62) erhalten, freilich später ausgefüllt von Organen, die zur Zeit noch nicht entwickelt sind.

Die beiden neuen Mesodermblätter sind nur bei ihrer ersten Entstehung flächenhaft ausgebreitet (Fig. 58), dann biegen sie sich ventral röhrenförmig zusammen. Ihnen folgen Ekto- und Entoderm. In Fig. 62 schematisch, in Fig. 63 in dem natürlichen Verhalten dargestellt. Das parietale Mesoderm weist eine starke Krümmung auf; sie hilft dem Leib des Embryo dadurch allmählich zur Erscheinung; denn schon jetzt stellt er sich in Verbindung mit der Stammzone als eine cylindrische Leiste dar, welche aus der Keimhaut hervorragt. Das viscerale Mesoderm liegt noch flach auf dem Dotter auf (Fig. 63), doch ist bald an ihm eine axiale Vertiefung vorhanden, die Darmrinne.

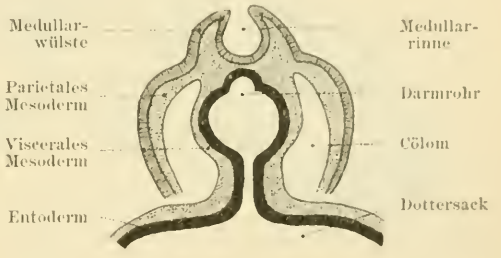


Fig. 62.
Krümmung der Keimblätter eines Amnioten-Embryo.

Bei dem menschlichen Embryo (Fig. 59) ist die allgemeine Form des cylindrischen Körpers ähnlich derjenigen des Huhnes, er ist deutlich modelliert, Stammzone und Parietalzone sind vorhanden, allein die letztere ist im Verhältnis zu derjenigen des Vogels klein. Die Spaltung in parietales und viscerales Mesoderm beginnt eben jetzt erst am Rande der Parietalzone. Dagegen ist das Gebiet der Stammzone und der auf ihr liegenden Medullarplatte mächtig entwickelt. Dieser Teil des Embryokörpers ist jetzt der am meisten fortgeschrittene Abschnitt aller Keimblätter. In diesem Verhalten zeigt sich ein Unterschied in der Entwickelung mit der Klasse der Vögel; ein anderer liegt darin, dass die ganze Entwickelung bei den Vögeln schneller fortschreitet als bei dem Menschen. Am vierten Tage existieren bei dem Vogel schon 24 Urwirbel, bei dem Menschen am 15. Tage noch Keiner. Dennoch ist die allgemeine Übereinstimmung unverkennbar. Die Faltung des parietalen Mesoderm, wodurch die Cylinderform des Wirbeltierleibes entsteht (Figg.

59 und 67), ruft auch eine Änderung in dem Verlauf der Cölomspalte hervor. Sie verläuft nicht mehr eben (wie in Fig. 61), sondern ebenfalls gekrümmt (Figg. 62 und 63). Sie zeigt schon jetzt einige Ähnlichkeit mit der späteren Pleuroperitonealhöhle, zu der sie sich umbildet. An diesem Cölom müssen zwei Abteilungen unterschieden werden:

1. Das embryonale Cölom, das innerhalb des cylindrischen Körpers sich befindet (Figg. 61 und 63). Es bildet später die Pleuroperitonealhöhle.

2. Das ausserembryonale Cölom zwischen den Blättern der Keimhaut aber lateral von der eigentlichen Embryonalanlage (Fig. 63). Beide

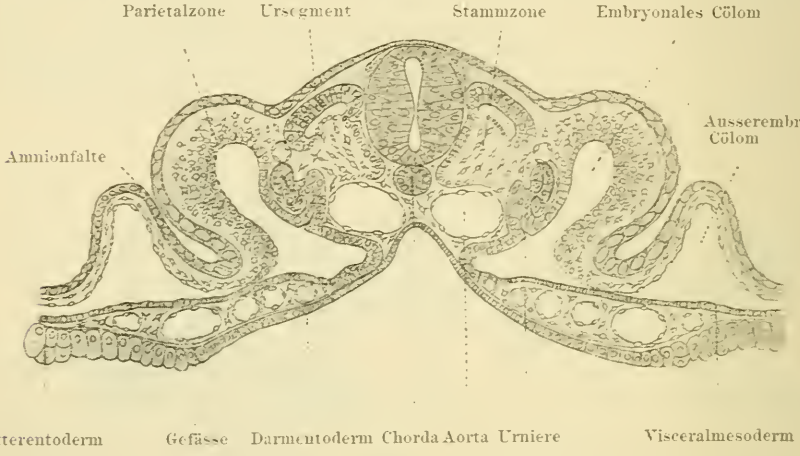


Fig. 63.

Querschnitt durch den Rumpfteil eines Hühnerembryo mit 24 Ursegmenten. Nach Balfour.

hängen durch eine schmale Spalte miteinander zusammen. Das ausserembryonale Cölom geht später mitsamt den umgebenden Teilen zu Grunde.

b) Herkunft des mittleren Keimblattes.

Peristomales Mesoderm.

Das Mesoderm ist ein Abkömmling der beiden primären Keimblätter. Soweit embryologische Untersuchung die Entwickelung der Metazoën kennt, sind nach Ablauf der Furchung zunächst zwei Keimblätter vorhanden (siehe die Vorgänge bei Amphioxus). Wenn später zwischen dem primären Ekto- und Entoderm ein mittleres Keimblatt auftaucht, so kann es nur dadurch entstanden sein, dass die zuerst vorhandenen Blätter die Bildungsstätte eines dritten, neuen Keimblattes wurden. Im Bereich des Primitivstreifens und der Primitivrinne entsteht bei den Amnioten das Mesoderm aus dem Ektoderm. Es heisst peristomales Mesoderm, weil es sich rings um das Protostoma, um den Urmund herum, entwickelt. Bei den Säugern ist der Nachweis in den ersten Entwickelungsstufen schwer zu führen. Es gehört der ganze Hinter-

grund der vergleichenden Embryologie dazu. Sie lehrt, die Primitivrinne als Urmund kennen, welche zwar nicht mehr in der ganzen Ausdehnung bei den Vögeln durchbricht, sondern nur partiell, eine reduzierte Form desselben, den Canalis neurentericus, beibehält. Bei den Reptilien ist die reduzierte Form des Urmundes besser erhalten. Nach diesen Erfahrungen ist auch bei den Säugern der Canalis neurentericus, und was unmittelbar als Urmundlippe hervortritt, dem Urmund als gleichwertig aufzufassen, soweit er noch bei den Säugern erhalten, so fremdartig auch seine Form hier wie bei den Amnioten überhaupt erscheinen mag. Der Primitivstreifen wird unter solchen Umständen zu den, anfangs noch verwachsenen Urmundrändern, die sich später teilweise öffnen. Das peristomale Mesoderm erfährt solange der Canalis neurentericus (bei den Amnioten) oder der Blastoporus (bei den Anamnien) vorhanden ist, noch keine Segmentirung, sondern stellt eine Art in-

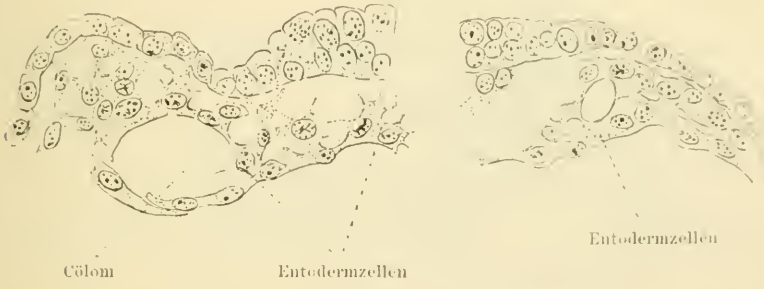


Fig. 64.

Keimhaut eines Säugetieres (Schaf). Nur die Ränder mit peristomalem Mesoderm sind dargestellt. Nach Bonnet.

differenter Bildungszone dar, gegenüber dem gastralen Mesoderm, von dem nachher die Rede sein soll.

Das peristomale Mesoderm der Umgebung der Primitivrinne und des Canalis neurentericus der Amnioten setzt sich nach rückwärts in die sog. Sichel und damit an den Rand der Keimscheibe fort. Bei den Reptilien und den Vögeln ist dies unverkennbar der Fall. Aber auch in der Keimhaut der Placentalier entsteht Mesoderm am Rande des Fruchthofes. Es erscheinen dort auf dem Entoderm Zellenhaufen, deren Zusammenhang sich allmählich lockert. Sie tragen alle äusseren Zeichen der Mesodermzellen an sich: Spindel-Keulen-Sternform und ziehen sich zunächst nach der Mitte, um dort mit dem schon vorhandenen Mesoderm sich zu vereinigen (Fig. 64). Auch dieses Verhalten ist nur mit Hülfe der vergleichenden Embryologie zufriedenstellend gedeutet worden.

Embryologie der höheren Tiere wird eben, geradeso wie ihre Anatomie, nur durch niedere Formen erklärbar, bei denen die Vorgänge wegen ihrer Einfachheit dem Verständnis leichter zugänglich sind. Bei den Selachiern ist die Entstehung des Mesoderm am Rand der Keimhaut, hier Randwulst

oder Keimwall genannt, auf das bestimmteste nachgewiesen. Zahlreiche Schilderungen in Bild und Wort lassen hierüber keinen Zweifel mehr (Fig. 65). Es wird als peristomales Mesoderm bezeichnet in der richtigen Annahme, dass die Zeichen der Invagination, wenn auch verwischt, dennoch deutlich hervortreten. Eine rinnenartige Einziehung, die Mesodermbildungsrinne, ist der Ort, an dem Neubildung von Zellen stattfindet, die sich zu Mesodermzellen ausbilden. An der Rinne stossen Ekto- und Entodermzellen aneinander. Man kann darüber streiten, welches der beiden Grenzblätter das peristomale Mesoderm liefert; objektiv ist eine Entscheidung sehr schwer. Vergleichend embryologische Gründe sprechen für die Herkunft aus dem Ektoderm ebenso wie bei den Reptilien. Bei den Knochenfischen und den Vögeln tritt ebenso wie bei den Säugern das Entoderm bei der Herstellung des peristomalen Mesoderm in den Vordergrund. Ob aber Ekto- oder Entoderm das mittlere Keimblatt liefern, bildet zu dieser Zeit der Entwickelungsstufe keinen schwerwiegenden Unterschied, weil die Differenzierung ja noch im vollen Gange ist und offenbar noch beide Grenzblätter die mesodermalen Elemente in sich enthalten. Viel

Fig. 65.
Keimhautrand im Querschnitt, Selachier. Torp. ocellata.

wichtiger ist die Erfahrung, dass das peristomale Mesoderm im weiteren Verlauf an den Rand der Keimhaut gelangt, wo zwar Blut und Bindesubstanzen auftauchen, jedoch keine Segmentierung.

Gastrales Mesoderm.

Das gastrale Mesoderm entsteht in der Achse der Keimhaut. Hier geben die Verhältnisse bei Amphioxus den ersten entscheidenden Aufschluss. Bei seinen Larven bilden sich an der dorsalen Wand des Urdarmes rechts und links von der Medianlinie zwei Falten, welche von vorn nach hinten abnehmen. Sie gehen von dem Entoderm des Urdarms (Archenteron oder Protogaster) aus, und heissen gastrale Mesodermfalten oder kurz gastrales Mesoderm. Dieses gliedert sich quer, wodurch ein Urwirbel hinter dem andern zur Ausbildung kommt. Die Bildung der Urwirbel vollzieht sich also bei Amphioxus lediglich an dem gastralen Mesoderm und zwar in Form kleiner Säckchen, „der Leibessäckchen", die sich zu beiden Seiten der Chorda und der Medullarrinne zwischen die beiden Grenzblätter hineinschieben (Fig. 66). Diese mesodermalen Säckchen, die Urwirbel, stehen noch längere Zeit mit dem Urdarm in Verbindung. Es dringt also eine Fortsetzung des

Urdarms in jeden Urwirbel ein, so viele deren entstehen. Die Urwirbel schliessen sich später und dann enthält jeder eine kleine Höhle, welche von der Höhle des Urdarms abstammt. Diese Art der gastralen Mesodermbildung ist trotz mancher Abschwächung noch deutlich bei den Selachiern und den Amphibien zu erkennen. In der Achse der Selachierkeimscheibe zeigt sich an den Entodermzellen neben der Chordaanlage zu beiden Seiten eine kleine Vertiefung. Im Grunde der Vertiefung findet Mesodermbildung statt. Wie bei dem Amphioxus ist noch eine kleine Einstülpung nachweisbar, welche zur Herstellung einer taschenartigen Falte führt, mit einem Hohlraum zwischen den beiden mesodermalen Lamellen. Der Eingang der Falte schliesst sich und es erfolgt dann die Entstehung der Urwirbel durch quere Abgliederung der Falten, wobei wieder ein Urwirbel nach dem andern zur Ausbildung kommt. Die Metamerie des Wirbeltierkörpers nimmt also bei zwei grossen Klassen ihren Ausgang stets vom gastralen Mesoderm.

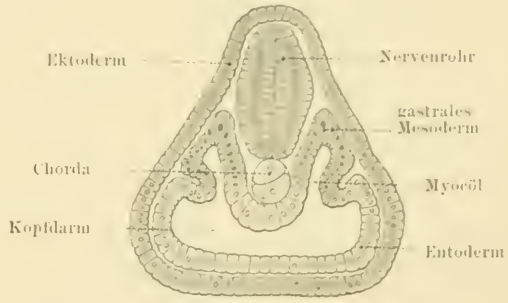


Fig. 66.
Dorsale Mesodermfalte (gastrales Mesoderm). Neunauge. Nach v. Kupffer.

Mit dieser wichtigen Erfahrung lässt sich auch der Bereich des gastralen Mesoderm der Amnioten feststellen, bei denen, durch cänogenetische[1]) Prozesse verändert, die Herstellungsart der Urwirbel aus den Mesodermfalten sich nicht mehr in der gleichen Weise beobachten lässt, wie bei dem Amphioxus oder den übrigen Anamnien. Ein Hauptkriterium tritt jedoch wieder in die Erscheinung: nämlich die Urwirbel. Sie treten nur in der Stammzone auf, in jenem Mesoderm, das zur Seite der Chorda sich ordnet. Jeder Urwirbel erhält eine Höhle, Urwirbelhöhle, die als eine alte Erinnerung an die Entstehung der Urwirbel aus der Gastralhöhle angesehen werden muss; und jeder Urwirbel besteht wieder aus zwei Lamellen. Gerade wie bei dem Amphioxus und den Anamnien so taucht also auch bei den Amnioten in der Stammzone Urwirbel hinter Urwirbel auf. Ihre Anlage macht zunächst dort Halt, wo das peristomale Mesoderm beginnt, also an dem Canalis neurentericus (dem Blastoporus der Amnioten). Erst später nach der Reduktion der Primitivrinne wird das Achsengebiet vollends durch Urwirbel gegliedert. So ist also bei den Amnioten die gegliederte Stamm-

[1]) *καινός* neu, fremd, hier also = veränderter Entwickelungsgang

zone im Anfang ihrer Entstehung das Gebiet, in welchem gastrales Mesoderm gebildet wird [1]).

Der Punkt, von dem aus die erste Anlage gerade dieses wichtigen Abschnittes des gegliederten Mesodom erfolgt, ist schwer bestimmbar, doch ist soviel erkannt, dass der Kopffortsatz eine wichtige Rolle dabei spielt. Die Invagination, welche in dem Bereich des Canalis neurentericus der Amnioten stattfindet (siehe die Fig. 49, Seite 100), veranlasst eine Ausdehnung des Urdarms gegen das vordere Ende der Keimhaut hin. Wird angenommen, dass diese Partie des Urdarms nicht als eine solide Zellwucherung stattfindet, wie der Kopffortsatz es in der That ist, sondern vielmehr in seiner ganzen Ausdehnung als hohle Einstülpung zur Entstehung kommt, so ist der Kopffortsatz als Entodermsäckchen aufzufassen. Seine Verlängerung nach vorne entspräche dem Protogaster [2]) des Amphioxus oder der Gastralhöhle [2]) der Amphibieneier, der verwandten Höhle der Selachier, welche durch eine Zellenschicht („Paraderm", v. Kupffer [3]) gegen den Dotter hin abgegrenzt ist. Dann sind aber, conform mit dieser Auffassung, alle die aus dem Entodermsäckchen der Amnioten und die im Anschluss an den Kopffortsatz hervorgehenden Urwirbel und ihr Mesoderm als gastrales Mesoderm zu bezeichnen. Diese Deutung des Kopffortsatzes und des in der Achse der Amnioten-Keimhaut auftretenden segmentierten Mesoderm ist, wie leicht ersichtlich, hypothetisch, allein viele Erscheinungen: die Entstehung neben der Chorda, die Gliederung in Urwirbelsäckchen und Urwirbel, das Auftreten einer Urwirbelhöhle, ihr späterer Zusammenhang mit dem Cölom lassen sich befriedigend durch diese Hypothese in erklärenden Zusammenhang bringen. Dass bei den Reptilien und den Säugern die Urdarmanlage nur mehr als seichte Grube auftritt, die nach dem Durchbruch als Canalis neurentericus bezeichnet wird, ist kein Grund, die Hypothese zu verwerfen. Diese seichte Grube, oder die sagittale Rinne (Primitivrinne) der Vögel und Säuger ist in ihrem ersten Beginn eine hohle Einstülpung, welche der Invagination, d. h. der Gastrulabildung bei Amphioxus und anderen Anamnien gleicht. Der spätere Durchbruch der Invagination bei den Amnioten, wodurch eine Verbindung mit der Dotterhöhle hergestellt wird, führt dahin, dass Gastralhöhle und Dotterhöhle für kurze Zeit einen

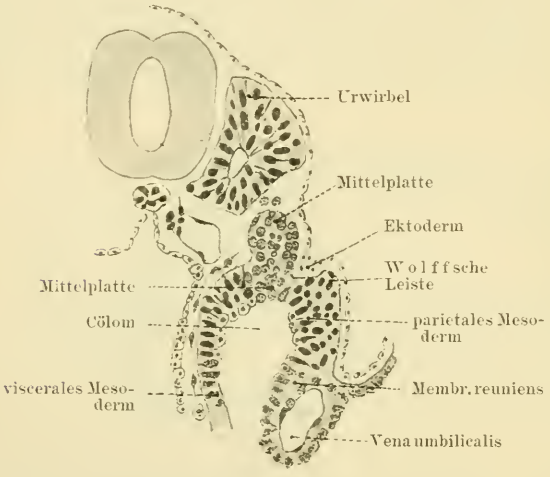


Fig. 67.
Menschlicher Embryo, 14—16 Tage alt. Linke Hälfte des Querschnittes. 240 mal vergr.

[1]) Das gastrale Mesoderm wird auch axiales Mesoderm, das peristomale als peripheres Mesoderm bezeichnet. Allein die im Text gebrauchten Ausdrücke sind bestimmter und verdienen deshalb den Vorzug. — [2]) Auch Archenteron, Urdarm genannt. — [3]) Der Lecitophor van Benedens.

einheitlichen Hohlraum bilden. Allein von diesem sekundären Vorgang muss bei der Vergleichung der Amniotengastrula abgesehen werden, es darf nur die hohle seichte Einstülpung zum Vergleich herangezogen werden (Fig. 49, Nr. 1—3).

Bei den niedersten Vertretern der Wirbeltierklasse ist der Prozess der Mesodermbildung klar und deutlich, bei den höheren Formen immer schwerer erkennbar. Aber nach so vielen Anstrengungen ist denn doch die Herkunft auch bei den Säugern als von den beiden Grenzblättern erwiesen, wobei es zur Bildung eines gastralen, gegliederten, und eines peristomalen oder ungegliederten Mesoderm kommt. Allein so sicher auch diese Abstammungsarten des Mesoderm, so beachtenswert ist doch auch die weitere Thatsache, dass diese Produktion sehr bald aufhört, namentlich in dem Bereich des gastralen Mesoderm, während das peristomale Mesoderm seine Verbindung mit dem Entoderm länger beibehält. Schliesslich entwickelt sich das Mesoderm aus innern Kräften und unabhängig von den Grenzblättern weiter.

An der Feststellung der Herkunft des mittleren Keimblattes ist die Lehre von der Entwickelung der Gewebe im normalen und im pathologischen Zustand ebenso interessiert wie die Entwickelungsgeschichte selbst, und deshalb nehmen die hierauf gerichteten Untersuchungen einen breiten Raum ein.

c) Histogenetische Bedeutung der Keimblätter.

Unter histogenetischer Bedeutung der Keimblätter versteht man die Rolle, welche den Keimblättern bei der Entstehung der Gewebe zukommt. Remak hat den Satz aufgestellt „Aus jedem Keimblatt geht nur eine bestimmte Gruppe von Geweben hervor". Er wollte damit ausdrücken, dass aus dem Ektoderm keine Muskeln, kein Bindegewebe, keine Knochen und kein Blut entstehen, sondern nur die Epidermis und ihre Derivate u. s. w. Ebenso wurden die Derivate des Entoderm festgestellt. Es folgten ihm in dieser Beurteilung der histogenetischen Bedeutung der Keimblätter viele Forscher und allmählich wurde, auf viele, durch die Untersuchung gewonnene Erfahrungen hin, eine Liste hergestellt, aus welcher zu entnehmen war, welche Gewebe im Laufe der Entwickelung aus dem Ektoderm, welche aus dem Entoderm und welche aus dem Mesoderm hervorgehen. In der neuesten Zeit ist nun das Ansehen, in welchem die Keimblätter einst für die Entwickelung der Gewebe standen, rasch im Abnehmen begriffen. Hervorragende Forscher beginnen sich der entgegengesetzten Auffassung zuzuwenden und meinen, die Keimblätter hätten zwar eine eminent morphologische Bedeutung für die Gestaltung des Embryo, aber diejenige für die Herstellung der Gewebe sei eine geringe. Ontogenie wie Phylogenie der Keimblätter beweisen allerdings, dass nur Ekto- und Entoderm primäre

Bildungen sind und dass das Mesoderm aus den beiden Grenzblättern hervorgeht. Aus diesen Thatsachen wird nun aber der Schluss gezogen, diese Abstammung des mittleren Keimblattes sei nicht bloss eine Erscheinung des embryonalen Körpers: nicht bloss in dem Keim gehe Mesoderm aus dem Ekto- und Entoderm hervor, auch später noch sollen ektodermale Zellen aus ihrem Verband ausbrechen, in das Mesoderm einwandern und dort zu Mesoderm umgewandelt werden. So sollen Bindegewebe, Knorpel und Knochen aus Ektodermzellen hervorgehen können. Verwandte Vorgänge sollen sich in dem Bereich auch des Entoderm abspielen können: Leukocyten, die Milz, Lymphdrüsen u. drgl. m. sollen aus den Epithelien des Darmrohres entstehen können.

Bei allen Erörterungen über die Herkunft des Mesoderm muss die Thatsache in den Vordergrund gestellt werden, dass es eine sekundär entstehende Zellmasse ist, eine weitere Differenzierung der beiden Grenzblätter. Mit dem Auftreten des Mesoderm als Keimblatt verlieren Ekto- und Entoderm die ihnen vorher ausschliesslich innewohnende Fähigkeit zur Erzeugung von Geweben. Dem mittleren Keimblatt ist nunmehr ebenfalls eine besondere und zwar sehr bedeutende Aufgabe zugefallen. Das ist ein auf breiter Erfahrung gewonnener Satz, und bisher ist nichts bekannt geworden, was ihn erschüttert hätte. In ihm liegt auch die Berechtigung von einer histogenetischen Bedeutung der drei Keimblätter zu sprechen. Was Ekto- und Entoderm an Fähigkeit zur Erzeugung von Geweben eingebüsst, ist eben auf das Mesoderm übergegangen. Wo zwei Keimblätter die volle Fähigkeit zur Gewebsbildung besitzen, da mag man den Mesodermbegriff beseitigen, als überflüssig verwerfen, wo aber drei Keimblätter gewebebildende Kräfte besitzen, da muss jedem Einzelnen seine Bedeutung auch in Bezug auf die Histogenesis zuerkannt werden. Das Mesoderm ist vor allem die ursprüngliche Grundlage der segmentalen Muskulatur und enthält dadurch auch die Fähigkeit, Bindesubstanzen für den Aufbau der Wirbelsäule: Knorpel, Knochen, Ligamenta intervertebralia u. dergl. herzustellen. Aus umgewandeltem Mesoderm besteht das Peritonaeum mit all seinen vielverschlungenen Falten, welche als Mesenterien bezeichnet werden. Das Mesoderm liefert endlich bei den Vertebraten die Geschlechtszellen, welchen die grosse Aufgabe zufällt, die Erhaltung der Species zu vermitteln. All diese Erkenntnis ist allein schon Grund genug, gegen die Aufhebung des Begriffes Mesoderm und seiner Bedeutung als histogenetisches Organ, wenigstens innerhalb der Vertebraten, Protest zu erheben.

Wenn die Zellen des gefurchten Eies sich in den drei Keimblättern geordnet haben, ist ein bedeutungsvoller Schritt zur Differenzierung gethan. Das äussere Keimblatt ist für Herstellung der Epithelien der Körperoberfläche, der Zellen des Gehirns und Rückenmarkes und der

Sinnesorgane bestimmt. Aus dem inneren Keimblatt entstehen die Epithelien und die Drüsenschichten des Darmrohres, aus dem mittleren der Bewegungsapparat und die Geschlechtszellen. Ein weiterer wichtiger Schritt geschieht mit der Spaltung des Mesoderm in ein parietales und viscerales Blatt. In jedes sind bestimmte histogenetische Eigenschaften durch Differenzierung hineingelegt: Membranae submucosae, organische Muskeln, Blutzellen tauchen auf, aber niemals liefert Mesoderm, Nervenzellen oder Zellen der Oberhaut. Wenn die Entwickelung nicht an bestimmte Regeln gebunden wäre, wenn aus jeder Zelle Alles werden könnte, so würde die komplizierte Einstülpung und Umwachsung der einzelnen Schichten bei der Entwickelung des Auges oder der Zähne völlig überflüssig und widersinnig sein.

Eine Erscheinung hat besonders die Zweifel an der histogenetischen Bedeutung der Keimblätter hervorgerufen, die Thatsache, dass aus dem Mesoderm auch echte Epithelien, wie die in dem Müllerschen und Wolffschen Gang, in der Urniere und ihren Derivaten, dem Nebenhoden, ja selbst der Niere hervorgehen, insofern dieses Organ aus dem Wolffschen Gang sich abzweigt. Das Mesoderm liefert in der That in diesen Fällen zwei gänzlich verschiedene Gewebsarten, nämlich Muskeln und Bindesubstanzen einerseits, und Epithelien andererseits, welche wegen ihrer Herkunft am besten Mesothelien genannt werden können. Mesothel findet sich, abgesehen von den schon genannten Organen, an der inneren Oberfläche des Cölom und im Innern der Gefässe unter der Form der Endothelien, im Ovarium als Follikelzellen. In dem Gebiet des exkretorischen Apparates behält das Mesoderm überhaupt längere Zeit die Fähigkeit, Epithel zu bilden, das demjenigen des Darmrohres gleicht. Auf Grund dieser Thatsachen ist die Thesis aufgestellt worden, die Keimblätter hätten für die Histogenese keine Bedeutung. Die Embryologie befindet sich heute auf dem Wege, diese Auffassung mehr und mehr zu verbreiten, wie schon aus dem Schlagwort hervorgeht, der Begriff des Mesoderm sei zu beseitigen. Sie betont vorzugsweise zwei epitheliale Keimblätter: Ekto- und Entoderm, und giebt an, dass aus ihnen alle übrigen Gewebe hervorgehen können. Die Konsequenzen dieser Auffassung sind sehr weitgreifende. Über das Gebiet der Embryologie hinaus werden dadurch die Anschauungen der normalen Gewebelehre auf das Tiefste beeinflusst. Diese Umwälzung bleibt aber bei der normalen Gewebelehre nicht stehen, sondern erstreckt sich bereits in das Gebiet der pathologischen Histologie und veranlasst dort eine nicht minder eingreifende Wandlung und Unsicherheit in der Beurteilung vieler Geschwulstformen. — Dagegen ist folgendes einzuwenden: wenn bei Wirbellosen, wie Dicyemiden und Hydromedusen, die auch zu den mehrzelligen Tieren gehören, nur zwei epitheliale Keimblätter auftauchen, welche verschiedene Gewebe aus sich hervorgehen lassen,

dann fällt die histologische Bedeutung der Keimblätter für diese Tiere. Aber solche Universalität dieser Keimblätter wird erstens bestritten. Wenn sie jedoch bestünde, so müsste dann hervorgehoben werden, dass es bei den Wirbeltieren eben doch zu einer höheren Differenzierung kommt. Diese steckt in der Zahl von drei Keimblättern. Ohne dieses alte Erbe, das verborgen im Ekto-, Ento- und Mesoderm ruht, blieben alle Geschöpfe auf der Stufe der Hydromedusen oder auf einem ähnlichen Zustand von Wassertieren. In der höheren Differenzierung liegt der letzte Grund für eine höhere Entwickelung. Eine Menge von neuen Eigenschaften wurden erworben, um schliesslich zu der Organisation der Säuger hinaufzuführen und diese Eigenschaften prägen sich wieder aus im Laufe des Werdens jeder neuen Individualität. Mit dem Auftreten der beiden Grenzblätter, wie Ekto- und Entoderm auch genannt werden, ist erst der Anfang des allmählichen Werdens gemacht. Wenn nun auch das Mesoderm aus diesen beiden Grenzblättern hervorgeht, so ist daraus noch nicht der Schluss gerechtfertigt, dass ihm überhaupt jede Bedeutung für die Histogenesis fehle.

Den Furchungskugeln kommt bekanntlich eine unbegrenzte Fähigkeit der Umbildung, der Anpassung an veränderte Umgebung und an veränderte Lebensbedingungen zu, welche am deutlichsten durch die selbstständige Weiterentwickelung einzelner, gewaltsam getrennter Furchungskugeln bewiesen wird. Allein es ist eine andere Frage, wie lange diese unbegrenzte Fähigkeit der Umbildung während der Entwickelung des Individuums dauert. Diese Universalität dauert nur kurze Zeit; soviel bis jetzt erkennbar, hört die Umbildungsfähigkeit des Ektoderm früher auf als diejenige des Entoderm oder des Mesoderm. Mit dem Ende des dritten Fötalmonates des Menschen sind wohl alle spezifischen Eigenschaften der Gewebe entwickelt, von diesem Zeitpunkt ab liefert Ektoderm nur ektodermale Organe, das Mesoderm nur mesodermale und das Entoderm nur entodermale Organe. Bei manchen niederen Wirbeltieren kommt allerdings eine überraschende Regenerationsfähigkeit vor, wie diejenige der Linse bei den Tritonen, allein sie erfolgt nicht, wie man glaubte, gegen die Regeln der Histogenese. Bei den Säugern kommt es aber zu einer solchen histologischen Sonderung, dass eine Rückkehr zu Eigenschaften, wie sie allein die Furchungskugeln besitzen oder die jugendlichen Zellen der Cölenteraten und Würmer, ausgeschlossen ist.

Für die Klasse der Säuger besteht nach dem heutigen Stand der Kenntnisse folgende Regel für die histogenetische Bedeutung der Keimblätter von einem bestimmten Alter des Fötus an, das zwar noch nicht vollständig festgestellt ist, das aber auf das Ende des dritten Monates des Fötallebens reichlich bemessen wird:

Das Ektoderm liefert:

a) die Epidermis mit ihren Anhangsorganen (Haare, Hufe, Nägel, Krallen, Klauen, die Hornscheiden der Cavicornier);

b) die gesamten Epithelien der Mundhöhle (des Stomadäum) und des Endstückes des Mastdarms (des Proktodäum), das Epithel des Scheidenvorhofes und der Harnröhre;

c) die Epithelien der Hautdrüsen, der Anhangsdrüsen der Mund- und Nasenhöhle nebst dem vorderen Lappen der Hypophyse.

d) den Schmelz der Zähne;

e) die Nervenzellen und Nervenfasern, die Gliazellen und Gliafasern und das Ependym; die Neuroepithelien der Sinnesorgane und das Tapetum nigrum der Netzhaut, die Linse des Auges und ihre Kapsel, die Epithelien des Labyrinthes, der Schmeckbecher und die Riechzellen.

Das Entoderm liefert:

a) das Epithel des Darmkanales (mit Ausschluss derer des Stoma- und des Proktodäum);

b) das Epithel der eigenen Drüsen des Darmes und seiner grossen Drüsen: Schilddrüse, Thymus, Pankreas und Leber;

c) das Epithel der Lunge (in Kehlkopf, Trachea, Bronchien und Alveolen);

d) die Chorda dorsalis;

e) das Epithel der Harn- und Nabelblase, sowie der Allantois und ihrer Derivate.

Das Mesoderm liefert:

a) die quergestreifte segmentale Muskulatur, die glatten Muskeln, auch die Muskeln des Herzens und der Gefässe;

b) die gesamte Bindesubstanz (Binde-, elastisches-, Fett-, Knorpel-, Knochen-Gewebe und das Zahnbein; die Lymphknoten und sämtliche Arten von Leukocyten;

c) die Epithelien des Cölom und aller seiner Abteilungen im Schädel, Herzbeutel, in den Pleurasäcken, im Peritonaeum, in den Schleimbeuteln und den Gelenkhöhlen;

d) die Epithelien im Innern der Lymph- und Blutgefässe und das Blut selbst;

e) den exkretorischen Apparat mit seiner Vor- und Urniere, die Keimdrüsen (Hoden und Eierstöcke) samt den dazu gehörigen Epithelien. In diesem Apparat findet an zwei Stellen eine minime Zellen-Invasion von den beiden Grenzblättern her statt, am Anfang bei der Bildung des Wolffschen Ganges (vom Ektoderm) und am Ende bei der Bildung der bleibenden Niere (vom Entoderm her). Die überwiegende Menge, vor allem die Keimzellen, welche für die Erhaltung der Species bestimmt sind, stammen aber von dem Mesoderm.

f) den Glaskörper mit seinen Gefässen während des embryonalen Lebens. Die Gefässe im Innern der nervösen Centralorgane rühren von einer Invasion von Mesoderm in diese Organe her.

Kölliker, A. v., Festschr. zum Würzburger Jubiläum. 1882. — Lieberkuehn, Über die Keimblätter der Säugetiere. Marburg 1879. — Heape, W., Quart. Journ. of m Sc. 1883. — Für die stammesgeschichtliche Übersicht bezüglich der

Herkunft der Keimblätter kommen vor allem in Betracht die Arbeiten von Haeckel, Jenaische Zeitschr., besonders Bd. 18. 1884 und Hertwig Oskar und Hertwig Richard, Studien zur Blättertheorie. Heft 1—4. Jena 1879—1883, und Die Cölomtheorie. Jena 1881. — Kleinenberg, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44. 1886. — Rückert, Anat. Anz. 2. Bd. Nr. 4. 1887. — Rabl, Morph. Jahrb. Bd. 15. 1892. Siehe dort die Ausführungen über die Herkunft des Mesoderm bei Wirbeltieren und Wirbellosen[1]).

d) Homologie des mittleren Keimblattes.

Bei allen Wirbeltieren ist, soweit die Erfahrungen bis jetzt reichen, das mittlere Keimblatt durch alle Klassen gleichwertig. Obwohl seine Herkunft einzelne Varianten zeigt, indem sich Entoderm und Ektoderm bei verschiedenen Klassen in verschiedenem Grade an seiner Herstellung beteiligen, so sind doch folgende Punkte von massgebender Übereinstimmung:

1. Beteiligt sich bei allen Cranioten das Entoderm in hervorragender Weise an der Herstellung des mittleren Keimblattes.

2. Aus dem Mesoderm gehen bei allen Cranioten durch Spaltung zwei Keimblätter hervor, die als parietales und viscerales Blatt bezeichnet werden. Sie verhalten sich in den wichtigsten Eigenschaften vollkommen übereinstimmend bei allen Wirbeltieren.

3. Die zwischen diesen beiden sekundären Keimblättern auftretende Spalte, das Cölom, ist in ihrem ersten Auftreten bei allen Wirbeltierembryonen gleichwertig oder homolog, wenn sie auch nicht überall in gleicher Weise entsteht. Übereinstimmend ist die paarige Anordnung der Cölomtaschen, ihre Lage zwischen dem Mesoderm und ihre Trennung in der dorsalen Mittellinie durch das Mesenterium[2]).

e) Der Begriff „Keimblatt".

Nach dem heutigen Stande unserer Erfahrungen sind Keimblätter aus den Furchungskugeln durch Differenzierung entstandene Embryonalschichten, die eine bestimmte Metamorphose solange erfahren, bis der Organismus seinen Aufbau erreicht hat. Wie die Furchungskugeln, aus denen sie entstanden, besitzt jedes Keimblatt 1. die Kraft physio-

---

[1]) Abgesehen von den schon citierten Arbeiten nenne ich die Namen: His, Waldeyer, Rauber, H. Virchow, Gasser, M. Duval, Annal. Sc. nat. Zool. Tom. 18. S. 117. Paris 1884. Rabl, Morph. Jahrb. Bd. 15. S. 132. Für die Reptilien: Balfour, Embryologie. Bd. 2. S. 182. 1881. Strahl, Arch. f. Anat. und Phys. (Anat. Abteil.) S. 124. 1881. Hoffmann, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 15. S. 220. — [2]) Es ist nach dem heutigen Stand unserer Erfahrungen über den Ursprung der Wirbeltiere vielleicht noch verfrüht, das Mesoderm sämtlicher Metazoën für ein homologes Gebilde anzusehen. Deshalb ist oben nur von dem Mesoderm der Wirbeltiere und seiner Homologie gesprochen worden. Immerhin ist eine weite Auffassung im Auge zu behalten, denn mit der Herstellung des Mesoderm als Keimblatt im obigen Sinne, wobei ihm die Erzeugung gewisser Gewebe zugefallen ist, ist es bei allen dreiblätterigen Metazoën, die einen gemeinsamen dreiblätterigen Vorfahren haben, eine homologe Bildung geworden. Diesen Satz Balfours erkennt selbst Kleinenberg an, der dem Mesodermbegriff am schärfsten zu Leibe gegangen ist und der einen Teil der jetzt bestehenden Diskussionen direkt veranlasst hat.

logischer Funktionen: Stoffaufnahme, Stoffabgabe, Vermehrung; 2. morphologische Eigenschaften, welche ihnen eine bestimmte Gestalt aufprägen, die alte Erbschaft einer jeden Species für ihre Gestaltung; die Keimblätter krümmen sich dabei nach der in Fig. 68 dargestellten Schablone. Sie bilden eine animale Röhre für das Nervensystem und eine vegetative Röhre für die Aufnahme der Eingeweide. Dadurch werden die Keimblätter von fundamentaler Bedeutung für die Gestaltung. Man hat dies auch als ihre morphogenetische Bedeutung (μορφή, Gestalt des Körpers) bezeichnet. Fig. 69 zeigt an dem Querschnitt eines Säugetierembryo die charakteristische Anordnung der beiden Röhren. Jedes Keimblatt besitzt 3. die Fähigkeit histologischer Sonderung: es scheiden sich die Gebilde der Epidermis und des Nervensystems aus dem Ektoderm; Knorpel, Knochen, Muskeln aus dem Mesoderm u. s. w. — Es ist nicht möglich, zwischen diesen drei Eigenschaften bestimmte Grenzen zu ziehen, und dennoch strebt der Geist danach, in diese Vorgänge der Sonderung tiefer einzudringen. Am weitesten ist bis jetzt das Verständnis morphologischer Eigenschaften gelungen, die sich in der Lehre von der Homologie der Keimblätter ausprägt, weil wir imstande sind, die Vorgänge direkt mit unserem Auge zu verfolgen.

Morphologie

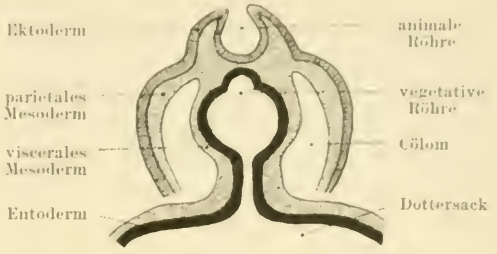
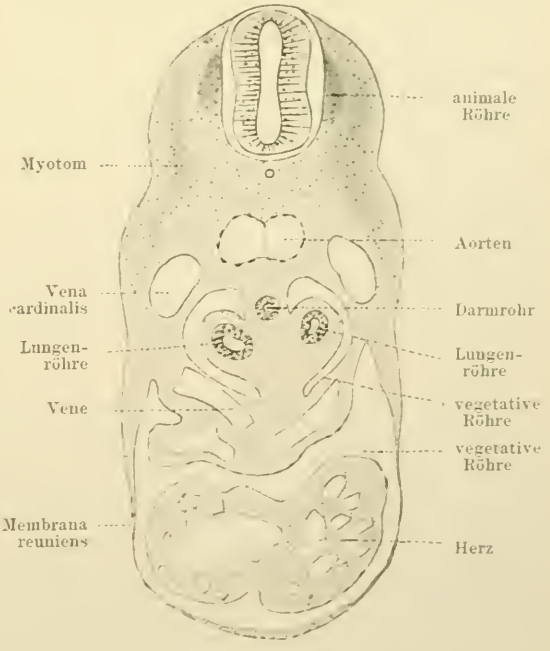


Fig. 68.
Animale und vegetative Röhre in der Entwickelung. Schema.



Histogenie.

Fig. 69.
Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchenembryo. Die animale und vegetative Röhre in weiterer Ausbildung.

Die Auffassung der histologischen Qualitäten befindet sich aber jetzt in einer starken Gährung: selbst langjährig gefestigte Erfahrungen geraten wieder ins Schwanken in einem solchen Grade, dass es für Viele als ein Wagnis erscheint, von einer histogenetischen Qualität der Keimblätter zu sprechen. Die morphologische Bedeutung steht dagegen gesichert da, wenigstens bezüglich des Ekto- und des Entoderm, die als die primären Keimblätter von dem Zweifel und dem Streit am wenigsten berührt sind. Die Morphologie hat für die Beurteilung der Keimblätter eine solch breite Grundlage geschaffen, dass sie mit Recht darauf Anspruch macht, zuerst gehört zu werden. Im Anfang war es die physiologische Funktion, welche zuerst in Betrachtung gezogen wurde. Für Chr. Pander ist das Keimblatt „eine Embryonalschicht, aus der etwas keimt". C. E. v. Baer drückt denselben Gedanken schärfer aus: „Die Keimblätter sind ihm Vorbereitungen zu künftigen Bildungen" und er präzisiert sie näher, indem er die histologische und die morphologische Sonderung unterscheidet. So lange die Bezeichnungen der Keimblätter physiologische blieben, stand die Auffassung der Funktionen in dem Vordergrund (Rathke, Remak). Die Namen: sensorielles oder Sinnesblatt für Ektoderm, motorisch-germinatives Blatt für Mesoderm, und trophisches oder Drüsenblatt für Entoderm betonten vor allem die Rolle im Haushalt des Organismus. Mit den Arbeiten von Huxley (1849), Geo. J. Allmann (1853), Kowalewsky, Haeckel, Ray Lankester u. A. trat die morphologische Seite der Keimblätter in den Vordergrund und haftet an den neuen Namen Ekto- und Entoderm. Hier tritt die Topographie in den Kreis der Vorstellung und damit kommt die Frage über die Art, wie die Keimblätter in diese Lage gebracht werden (Invagination Einfaltung, Delamination Abspaltung) in Fluss und verbindet sich mit derjenigen von der Entwickelungsgeschichte der Tierstämme.

In der Geschichte jeder Wissenschaft giebt es Perioden, in denen die eine oder die andere Betrachtungsart in den Vordergrund tritt. Sie herrscht dann mit einer gewissen Ausschliesslichkeit: allein das ist weder verderblich noch tadelnswert, sondern ist eine natürliche Folge der Hülfsmittel, das Problem zu verfolgen. Die Bewohner des Meeres waren durch zoologische Stationen und verwandte Einrichtungen zugänglich geworden und gleichzeitig wurde eine überraschende Technik erreicht. In dem letzten Vierteljahrhundert ist dadurch ein umfassender, phylogenetischer Überblick erreicht worden. Dass die Keimblätter überall auf gleiche Weise entstehen, konnte freilich nicht nachgewiesen werden, wohl aber, dass sie überall vorhanden sind, dass ihre Qualitäten übereinstimmen und jede Qualität schon in früher embryonaler Zeit sich scharf unterscheiden lässt. Homologie ergiebt sich unter solchen Umständen auf morphologischer, physiologischer und histogenetischer Basis.

Es scheint, als ob in der nächsten Zeit die physiologischen Probleme der Entwickelung mehr in den Vordergrund treten, welche jetzt zumeist als mechanische bezeichnet werden. Sie werden unser Wissen nach den verschiedensten Seiten hin bereichern, aber der Schatz der morphologischen Ergebnisse wird nicht mehr angetastet werden können und die mechanistischen Lehren werden diesen Besitz nicht zerstören. Die beiden primären Keimblätter bleiben im allgemeinen homolog in allem Wechsel ihrer Form und ihrer Funktion. In dem grossen und durch den Menschen vor allen bedeutungsvollen Reich der Wirbeltiere ist auch das mittlere Keimblatt, nachdem es sich in allen seinen Einzelheiten „differenziert" hat, durch alle Formen als gleichwertig zu betrachten in morphologischer, mechanischer und histogenetischer Hinsicht.

VII. Urwirbel, Protovertebrae und ihre Derivate: Myotome, Sklerotome. Kopfhöhlen.

Parietales und viscerales Blatt des Mesoderm. Mesenchym.

a) Die Urwirbel. Protovertebrae (Somite).

Urwirbel (Somite) heissen embryonale Organe, die zuerst als scharfumgrenzte Mesodermmassen zu beiden Seiten der Chorda und des Medullarrohres in dem Rumpfmesoderm angelegt werden. Sie liegen zunächst nur in der Stammzone, von der Parietalzone getrennt durch eine seichte Rinne, die sich bei der Betrachtung der Keimscheibe von aussen erkennen lässt, sobald der Schlagschatten den einen Rand etwas verdunkelt. Bei dem Menschen entstehen diese Urwirbel in einer Zahl von 35—37 hintereinander. Am Hinterkopf liegt der Anfang der Reihe, am Wirbelschwanz das Ende. Sie entstehen nicht gleichzeitig, sondern nach und nach in einer ganz bestimmten Reihenfolge zuerst am Hals, dann folgen sich die des späteren Thorax, darauf die lumbalen, sakralen und kaudalen Urwirbel.

In der oben angegebenen Zahl sind die Urwirbel des Kopfes noch nicht mitgezählt, weil ihre Zahl noch nicht sicher festgestellt ist. Dagegen ist ihre Existenz erwiesen. Die Urwirbel werden nach den einzelnen Körperabschnitten unterschieden als solche des Kopfes und des Rumpfes. Diejenigen des Rumpfes werden in folgender Weise gezählt:

1.	Urwirbel des Halses, Halssomite	. . . . .	8
2.	„ der Brust, thorakale Somite	. . . . .	12
3.	„ der Lendengegend, lumbale Somite	. .	5
4.	„ der Kreuzgegend, sakrale Somite	. . .	5
5.	„ der Kauda, kaudale Somite	. . . . .	5—8

(Fig. 70). Die Urwirbel der Brust- und Lendengegend werden auch zusammen als thorako-lumbale Urwirbel oder Somite bezeichnet und in fortlaufender Reihe als 17 gezählt aus vergleichend-anatomischer Gepflogenheit. Ist es notwendig, die Urwirbel der Lenden und der Kreuzgegend als eine fort-

laufende Reihe zusammenzufassen, dann werden sie nach dem Vorgang der vergleichenden Anatomie als lumbo-sakrale Reihe[1]) zusammengefasst.

Myocöl. Bei den Cranioten wird nur der dorsale Teil des Rumpfmesoderms durch die Urwirbel gegliedert (segmentiert) (Fig. 70), der ventrale Teil des Mesoderm bleibt unsegmentiert. Das von dem Urwirbel sich abgliedernde Myotom (Muskelsegment) dringt jedoch später in das unsegmentierte Mesoderm infolge der Wachstumsvorgänge hinein. Die Urwirbel des Rumpfes zeigen bei menschlichen Embryonen um die dritte Woche, oder bei Säugerembryonen, welche sich auf einer ähnlichen Entwickelungsstufe befinden, eine annähernd kubische Form. Sie sind senkrecht zur Längsachse gestellt, die mesodermalen Zellen nehmen in ihrem Innern epitheliale Form an, stehen langgestreckt, dicht aneinander (Fig. 71) und vermehren sich durch Mitose. Sie umgrenzen dann eine Höhle, die Urwirbelhöhle, das Myocöl. Diese Einzelheiten lassen sich bei den Embryonen der Reptilien und Vögel bei schwacher Vergrösserung erkennen. Auf Durchschnitten, die nur wenige Mikra dick mit dem Mikrotom hergestellt sind, lässt sich die Lage genau fesstellen: die Urwirbel stossen nach aussen an das Ektoderm, medial liegen sie dem Medullarrohr an, ventral sind sie der Aorta zugewendet und lateral grenzen sie an den Zwischenstrang, der zwischen ihnen und der Parietalzone der Keimhaut liegt.

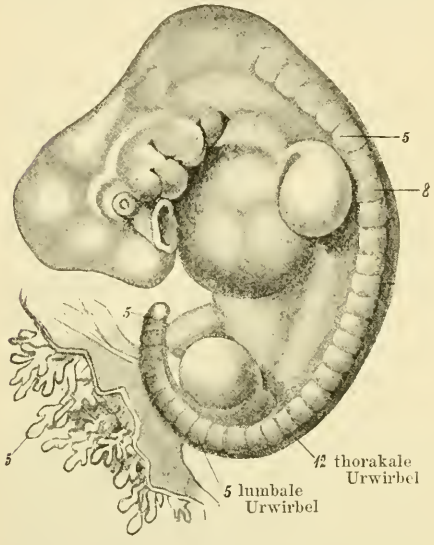


Fig. 70.
Menschlicher Embryo von 4 Wochen mit 37 Urwirbeln.

Auf dieser Entwickelungsstufe bleibt der Urwirbel nur kurze Zeit, er beginnt dann neue Phasen zu durchlaufen, von denen folgende Erwähnung verdienen. Bei menschlichen Embryonen von 4.25 mm Kopf-Steisslänge (Ende der 3. Woche) füllt sich die zuerst leere Urwirbelhöhle allmählich mit Zellen, welche im Gegensatz zu denen der Wandschichte spindelförmig und eckig sind (Fig. 72). Bei dem Menschen sind sie nicht sehr zahlreich, bei Säugern bilden sie eine dichte Masse, die als

[1]) Bisweilen werden wahre Wortungeheuer gebildet, wenn es sich darum handelt, von einer grösseren Zahl der Urwirbel, wie derjenigen der „thorako-lumbosakralen Reihe“ gleichzeitig zu sprechen.

Urwirbelkern bezeichnet wird. Auf einer fortgeschrittenen Stufe erfolgt Sklerotom.
der Durchbruch der Urwirbelhöhle. Die mediale Wand öffnet sich, durch die Öffnung verlassen die Zellen des Urwirbelkerns ihre Geburtsstätte. Sie ziehen nach dem Medullarrohr und der Chorda hin und hüllen diese beiden wichtigen Gebilde ein. Von jedem Urwirbel kommt ein solcher Zellenstrom, der fächerförmig auseinanderweicht, um die eben genannten Organe zu umhüllen und so die mesodermale Grundlage der sog. häutigen Wirbelsäule herzustellen. In ihrer Totalität stellen diese Zellen eines Somiten ein embryonales Organ dar, das Sklerotom, Skelettsegment[1]) heisst (Fig. 72). Soviel Urwirbel, soviel „Sklerotome". Die erste Anlage des Achsenskelettes ist also aus bilateralsymmetrischen und den Urwirbeln entsprossenen Organen, den Sklerotomen, aufgebaut.

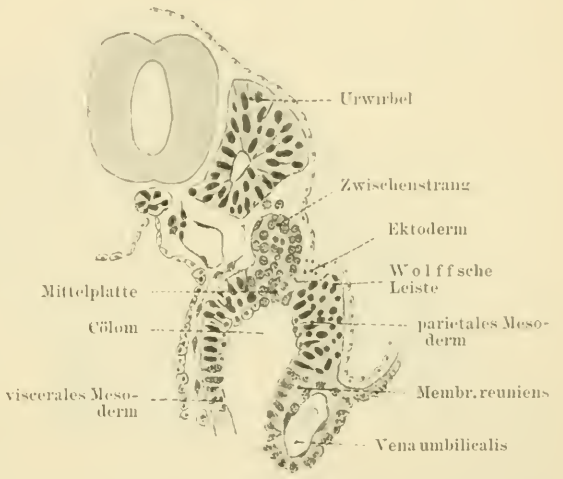


Fig. 71.
Menschlicher Embryo, 14—16 Tage alt. Linke Hälfte des Querschnittes. 240 mal vergr.

Die Öffnung, durch welche die Sklerotomzellen aus dem Innern des Urwirbels hervorkommen, vergrössert sich später, aber ihr endliches Schicksal ist nicht aufgeklärt.

Nach der Abgabe der Zellen, welche den Urwirbelkern ausmachten, hat sich allmählich die Gestalt des Urwirbels verändert: er ist zu einem länglichen, vierseitigen Organ geworden, Myotom.
das folgende Eigenschaften besitzt: es besteht aus einer medialen Platte, der Muskelplatte, und aus einer lateralen Platte, der Cutisplatte, einer oberen Kante und einer unteren Kante. Im Innern findet sich eine schmale Spalte. Dieses Gebilde (Fig. 73) heisst jetzt Myotom, Muskelsegment. Aus ihm gehen die segmentierten Skelettmuskeln hervor. Um das Ende der dritten Woche beginnt an der medialen Lamelle bereits die Umwandlung der epithelartigen Zellen in Muskelzellen. Man hat deshalb diese Platte Muskelplatte genannt. Der genauere Vorgang ist bei den Säugern noch nicht genügend erkannt, die niederen Wirbeltiere lehren folgendes: die Fibrillen entwickeln sich im Innern einer solchen Zelle, wie sie die mediale Platte des Myotomes aufweist. Die Zellen wachsen zu langen Gebilden, der Kern vermehrt sich durch mitotische Teilung:

[1]) σκληρός hart, eben daher Sklera des Auges, und τέμνω trenne, schneide ein.

aus dem einen werden viele, welche sich in dem Protoplasma, und zwar sowohl im Innern, als in der Randschichte lagern. In dem Protoplasma erscheint zuerst ein Mantel feiner Fibrillen; der Durchschnitt zeigt dann die Muskelfaser als einen Kranz von feinen Fibrillen, der Kerne und helles, nicht organisiertes Protoplasma umschliesst, also wie bei Wirbellosen, eine Sonderung in Rinde und Marksubstanz aufzeigt (Leydig). Von der Mitte des dritten Monats an finden sich Fasern und Kernreihen. Entsprechend den Reihen zerfällt die Faser in Tochterfasern. Jede derselben kann durch Ausbildung neuer Kernreihen aufs neue zerfallen. Die Längsteilung kommt auch in späterer Zeit, nach der Geburt, vor.

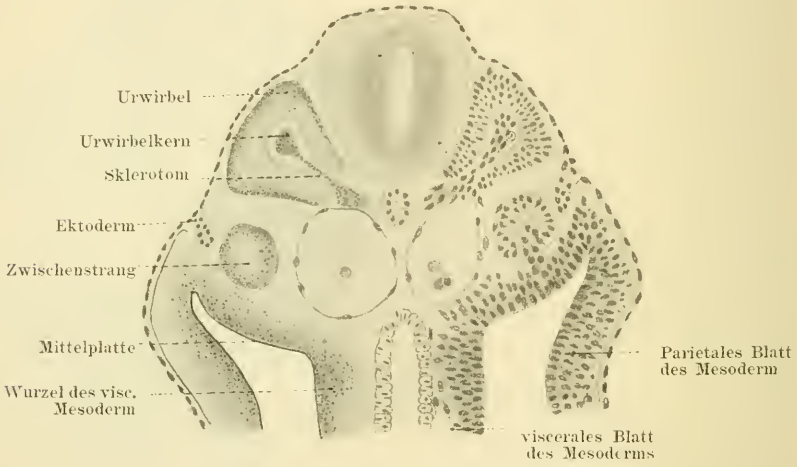


Fig. 72.

Menschlicher Embryo von 4,5 mm Nackenlänge (Ende 3. Woche). Querschnitt in der Höhe der Anlage des Arms. 100 mal vergr.

Andere Muskelfasern besitzen nur eine Kernreihe im centralen Protoplasma. Diese Fasern sollen teilweise zu Grunde gehen.

Über die obige Schilderung der Bildung von Muskelfasern hinaus ist die Angabe der Beobachter noch zu mannigfaltig, um diesen Prozess hier weiter zu erörtern. Nur die Thatsache vom Auftreten der Fibrillen im Innern des Zellenprotoplasmas wird für kein Wirbeltier bestritten. Zu dieser wichtigen Thatsache kommt noch der Umstand, dass während des Wachstums der Zellen die Kerne sich teilen, so dass eine direkt aus dem Myotom entstandene Zelle neben dem Protoplasma der jungen Fibrillen, auch noch viele Kerne enthält, wie dies auch beim Erwachsenen der Fall ist. Diese wertvollen Erfahrungen sind hauptsächlich an den Myotomzellen der medialen Lamelle gewonnen; wie sich in dieser Beziehung die Zellen der lateralen Lamelle oder die der Kanten verhalten, ist namentlich bei Säugern bis jetzt noch nicht eruiert. Nach den Erfahrungen an niederen Wirbeltieren und den Wirbellosen ist anzunehmen, dass sich der Prozess der Muskelbildung in der nämlichen Weise abspielt, wenn auch erst ein paar Wochen später (Balfour).

Der Urwirbel besitzt nach dem Mitgeteilten eine sehr grosse Be- Neurotom.
deutung für den Aufbau der Wirbelsäule und der Skelettmuskeln. Aber diese Bedeutung steigert sich noch, denn die Urwirbel beeinflussen andere Organe in solchem Masse, dass sie ebenfalls eine strenge Gliederung erhalten. Dies ist z. B. mit dem Medullarrohr der Fall. Jeder Urwirbel erhält ein Nervenpaar. Dadurch wird auch derjenige Teil des Medullarrohres, aus welchem dieses Nervenpaar hervorgeht, segmentiert. Man spricht deshalb auch von Nervensegmenten oder Neurotomen. Zu jedem Urwirbel geht eine Arterie und eine Vene, und so kommt es, dass auch die Gefässe anfangs eine regelmässig metamere Gliederung zeigen. Das ist im Bereich der Brust- und Bauchhöhle in auffallendem Grade, selbst noch bei dem Erwachsenen der Fall. Es genügt, an die Aa. intercostales und lumbales und die entsprechenden Venen zu erinnern. An dem sympathischen Nervensystem und der Chorda zeigen sich ebenfalls Spuren dieses tiefgehenden Einflusses der Urwirbel (s. Chorda). Offener liegt der Einfluss auf die Entwickelung des exkretorischen Apparates und der Extremitäten zu Tage. Die Urniere entsteht selbst bei dem Menschen noch unter dem Einfluss, der den Aufbau des Körpers aus übereinstimmenden Teilen beherrscht, allein die Zeichen sind doch etwas schwer zu erkennen. Je weiter wir aber in der Reihe der Tiere herabsteigen, desto deutlicher wird nicht bloss die erste Herkunft der Urnieren, sondern auch der Zusammenhang der Gliedmassen mit den Myotomen. Die Würmer und die Arthropoden liefern bezüglich beider Organe ausgezeichnete Beispiele. Höchst bedeutungsvoll ist es, dass selbst die Leibeshöhle in ihrem frühesten Beginn bei niederen Tierformen auf segmentaler Grundlage entsteht, allein hierüber soll in den entsprechenden Kapiteln berichtet werden [1]).

Fig. 73.
Myotom eines menschlichen Embryo. Ende der 3. Woche. 700 mal vergr.

Eine weitgehende Aufklärung über das Wesen der Urwirbel und der daraus hervorgehenden Segmente geben die gegliederten Würmer (Band- und Ringelwürmer). Bei diesen Tieren sind die Segmente, welche den geringelten

[1]) Für die Metamerie bei einem wirbellosen Tier siehe das kleine Buch von Huxley: Der Krebs. Leipzig 1881. Internat. wiss. Bibliothek. Bd. 48.

Leib zusammensetzen, von gleicher Bildung und gleichem Formwert. Es handelt sich hier, wie bei der Entwickelung der hoch in der Organisation vorgeschrittenen Tiere um eine Wiederholung individueller, gleichartiger Teile[1]). Das Verständnis des Urwirbels und der daraus hervorgegangenen Metamerie wird deshalb von der grössten Bedeutung für das Verständnis des höheren wie des niederen Tierkörpers.

Die erste Anlage des Urwirbels und das Auftauchen seiner Derivate, des Myotom und des Sklerotom.

Das erste Zeichen bei der Anlage der Urwirbel besteht in hellen Streifen vor der Primitivrinne, welche quer verlaufend in der Stammzone auftreten. Die Mesodermzellen sind dort spärlicher, das Licht dringt deshalb leichter an diesen Stellen hindurch. Zuerst tritt nur ein heller Streifen auf, dann folgen die übrigen kaudalwärts nach. Später finden sich, von aussen gesehen, an diesen Stellen Vertiefungen, weil gleichzeitig der auf solche Weise abgegrenzte Urwirbel sich vergrössert hat und hügelartig über die Ebene vorspringt. Bei den niederen Wirbeltieren setzt sich der Urwirbel in die Parietalplatte, und das Myocöl in die Leibeshöhle direkt fort. Es giebt also eine Zeit, wo bei Fischen und Amphibien das Myocöl einen Teil der Leibeshöhle darstellt und umgekehrt die Leibeshöhle aus dem Myocöl[2]) entstanden ist (Amphioxus, Petromyzon), allein bei höheren Formen wird dieses Verfahren im Aufbau des Wirbeltierkörpers verlassen. Der Urwirbel ist dann nach der Parietalzone hin scharf abgegrenzt (Figg. 70 und 71). Dadurch werden jene Teile, aus denen die Urniere hervorgeht, von den Myotomen abgeschnürt und nehmen eine andere Gestalt an; die Myocöle hören dann auf, mit der Leibeshöhle wie früher zusammenzuhängen und so wird endlich ein Teil der Leibeshöhle in jedes Myotom eingeschlossen. Von diesen Erfahrungen aus, welche die vergleichende Embryologie lehrt, gewinnt die unscheinbare Spalte in dem Myotom des Menschen und der Säuger eine hohe Bedeutung. Die Spalte ist, wie das Myotom selbst ein uraltes Zeichen von Übereinstimmung der Organisation.

Myosepta.

Die Urwirbel sind bei dem ersten Auftreten durch eine helle Linie von einander getrennt. Sie heisst Intersegmentallinie. Innerhalb dieser Linien entstehen aus den mesodermalen Zellen Lamellen, welche zunächst die Urwirbel trennen. Treten später die Myotome auf, so werden diese ebenfalls getrennt durch stärkere mesodermale Züge, die nunmehr Myosepten heissen. In den Myosepten treten Fascienblätter, Knorpelspangen, Knochenspangen, Rippen auf. Die systematische Anatomie nennt solche Fascienblätter zwischen den ausgebildeten Muskeln auch Septa intermuscularia. Nach dem Vorausgegangenen ist der Ur-

[1]) Haeckel, Generelle Morphologie. Bd. 1. S. 312. und Anthropogenie. 3. Aufl. 1877. — [2]) Man nennt deshalb das Myocöl auch Urwirbelhöhle und diese Bezeichnung ist für den Amphioxus, die Fische und Amphibien allein zutreffend.

wirbel ein embryonales Organ, das aber mehrere Organe aus sich hervorgehen lässt, die als Derivate bezeichnet werden können. Jeder Urwirbel liefert:

1. ein Myotom oder Muskelsegment, d. h. einen Abschnitt, aus dem die segmentierte Muskulatur des Wirbeltierkörpers hervorgeht;

2. ein Sklerotom oder Skelettsegment, aus dem nach und nach die häutigen, dann daraus die knorpeligen und endlich die knöchernen Wirbel hervorgehen;

3. ein Nephrotom oder Urnierensegment; bei den Anamnien bis zu den Reptilien hinauf direkt beobachtet, sodass die Annahme vielleicht berechtigt ist, auch bei den übrigen Amnioten sei dies der Fall;

4. ein Myocöl, eine Höhle, welche in jedem Myotom erscheint. In dem Kopf und in dem vorderen Teile des Rumpfes, sowie fast in der ganzen Schwanzregion bleibt an den Urwirbeln die Entwickelung der Exkretionsorgane aus. Dennoch werden die Urwirbel überall als voll angesehen, ob sie Exkretionsorgane zur Ausbildung bringen oder nicht.

Bei den Anamnien liefert der Urwirbel vielleicht auch noch ein Gonotom[1]), ein Segment für die Herstellung der Geschlechtszellen. Bei den Anamnien (den Selachiern) noch direkt zu erweisen.

Die Urwirbel der kranioten Wirbeltiere dürfen nur mit dem dorsalen Teil der Ursegmente des Amphioxus verglichen werden, weil bei den Kranioten sich nur der dorsale Abschnitt des Rumpfmesoderms segmentiert, der ventrale dagegen unsegmentiert bleibt.

Haeckel hat das Verschwinden alter Einrichtungen eine Fälschung des Entwickelungsvorganges, eine Cenogenesis genannt. Man hat diesen Ausdruck auf das heftigste bekämpft und betont, dass die Natur nicht „fälsche". Allein dieser Ausdruck sollte doch nur andeuten, dass die grossen Abweichungen von dem supponierten Bauplan des Wirbeltieres bei bestimmten Tiergruppen eine Abänderung erfahren, um unter Umständen in andere Gebiete des Organismus verlegt zu werden und damit andere Funktionen zu übernehmen. Gegenbaur hat, um diesen Streit zu beendigen, statt Ceno- Cänogenesis gesetzt (von *καινός* neu, fremd). Darunter sollte dieselbe Erscheinung als eine neue Erwerbung des Organismus bezeichnet werden, was sie auch in den meisten Fällen ist, denn jede Abänderung kann als etwas Neues bezeichnet werden. Mit Hülfe solcher Abänderungen schreitet die Entwickelung nicht allein fort, sondern sie erschafft, tausendfach wechselnd, jene unermessliche Zahl von Varietäten und Species, die wir mit Hülfe der Systematik unterscheiden und benennen. Entwickelung bringt naturgemäss Neues und doch bedeuten Entwickelung und Cänogenese durchaus nicht dasselbe. Die unbedeutende Spalte im Ursegment des Menschen ist das Zeichen einer bestimmten Entwickelungsstufe und selbst ihre rudimentäre Form gleichzeitig doch eine neue Erwerbung an Stelle der weiten, mit der Leibeshöhle zusammenhängenden Spalte bei den niederen Wirbeltieren. Cänogenesis.

Besondere Merkmale der Rumpfmyotome.

Die Rumpfmyotome zeigen in ihrem Wachstum, abgesehen von dem schon Mitgeteilten, noch folgendes Verhalten: obere und untere

[1]) *γονέω* oder *γονεύω*, zeuge, und *τέμνω*, trenne.

Muskelknospen.

Kante lassen neugebildete Zellen austreten; diese münden in das umgebende Mesoderm ein, ziehen mit ihm dorsal und hüllen auf diese Weise samt dem Sklerotom das Medullarrohr ein. Dieses liegt anfangs hoch emporgewölbt und nur vom Ektoderm bedeckt (Fig. 72), allmählich wird es von den dorsal wachsenden Massen des Myotomes und Sklerotomes umschlossen. Später sind es nicht mehr bloss einzelne Zellenhaufen, die dorsal wachsen, das ganze Myotom dehnt sich nach jener Seite mächtig aus und füllt den Raum zwischen den Dornfortsätzen. An der unteren Urwirbelkante vollzieht sich derselbe Prozess, er ist bei Säugern und bei dem Menschen beobachtet. Besonders lehrreich sind diese beiden Vorgänge bei niederen Formen. Das Austreten der Zellen geschieht gleichzeitig in kompakten Massen in Form einer Knospe, welche Muskelknospe heisst. Die Myotome geben bei Prostiurusembryonen mit mehr als 90 Urwirbeln zwei Knospen an der ventralen Kante ab, eine vordere und eine hintere. Die Bildung derselben schreitet ganz regelmässig von vorn nach hinten fort. Es sind daher auch stets die vorderen Knospen weiter entwickelt als die hinteren: sie stellen anfangs kleine Säckchen dar, welche im Bereich des Flossenstummels der dorsalen Fläche näher liegen als der ventralen. Sie erhalten später meistens ein kleines Lumen und ihre Wand besteht dann aus einem einschichtigen niedrigen Cylinderepithel. Die Knospen verlängern sich, schnüren sich von den zugehörigen Myotomen ab und wachsen zu langen dünnen Strängen aus (Fig. 74). Bei andern Knorpelfischen verläuft die Abschnürung etwas verschieden, wobei interessante Anklänge an höhere Tiere auftauchen. Abgesehen von der Abgabe solcher Knospen, die lateral in das Mesoderm sich hineindrängen, wächst der übrige Teil der ventralen Kante aus der Stammzone weiter in die Parietalzone hinein, die eben anfängt, die vordere Körperwand, die Membrana reuniens, anterior zu bilden. Mit dem Einwachsen der Myotome wird diese Membran in die eigentliche Leibeswandung umgeändert, denn nunmehr kommen mit diesen Myotomen segmentierte Muskeln, segmentale Nerven und Blutgefässe. Die Myotome umgreifen je die eine Hälfte des

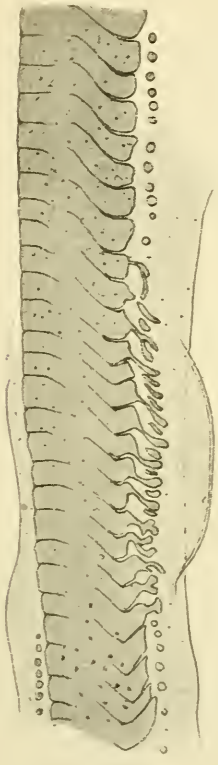


Fig. 74.
Rumpfmyotome und ihre Muskelknospen, im Bereich der Bauchflosse besonders lang und dazu doppelt. Pristiurusembryo Nach P. Mayer.

Körpers, denn sie wachsen, wie erwähnt, dorsal um das Medullarrohr, ventral um die Leibeshöhle stets bis zur Mittellinie. Ist dies auf jeder Seite geschehen, dann stellen alle diese Myotome zusammengenommen zwei grosse segmentierte Muskelplatten dar, welche auf jeder Körperseite vom Kopf bis zum Schwanz ziehen und in der vergleichenden Anatomie als Seitenrumpfmuskel bezeichnet werden. Jedes Myotom dieses Seitenrumpfmuskels zerfällt dann im Laufe der weiteren Gestaltung in ein dorsales und ein ventrales Muskelfeld, welches durch ein horizontales (queres) Septum getrennt wird. Dieses Septum wird bei dem Menschen zum tiefen Blatt der Fascia lumbodorsalis, das bekanntlich bei dem Erwachsenen die dorsale Stammesmuskulatur von der ventralen trennt und zwar in besonders auffallender Weise in der Lendengegend.

Bei niederen Wirbeltieren ist die quere Trennungslinie der Myotome in ein dorsales und ventrales Muskelfeld auf der Haut erkennbar durch die Seitenlinie mit ihren Sinnesorganen.

Für die Vergleichung der Muskeln ist die Entscheidung von prinzipieller Wichtigkeit, dass die Seitenrumpfmuskulatur überall aus den gleichnamigen Teilen der Myotome hervorgeht. Die medialen Lamellen oder die Muskelplatten (Fig. 73) im strengen Sinne des Wortes kommen in erster Linie in Betracht. Dies gilt wenigstens für die Haie. — Muskeln können auch aus dem visceralen Blatt des Mesoderm, überhaupt auch in der Parietalzone des Embryo entstehen, aber sie sind nicht mit der Seitenrumpfmuskulatur vergleichbar; sie sind nicht segmentiert. In allen Fällen ist die erste Entstehung für die Vergleichung in Betracht zu ziehen.

Mit dem Beginn des dritten Monats erfolgen die zahlreichen Verschiebungen der Myotome und ihrer Derivate, der einzelnen Muskeln. Die Verfolgung ihres Verlaufes ist so erschwert, dass es auf embryologischem Wege bei den höheren Formen noch nicht gelungen ist, das endliche Schicksal der einzelnen Myotome klarzulegen. Ein sicherer Führer für alle solche Studien bleibt der Nerv. Zu jedem Myotom gehört ein motorischer Nerv; er bildet mit dem entsprechenden Myotom eine morphologische Einheit. Der Nerv folgt nicht bloss der ersten Gliederung des Myotomes in ein dorsales und in ein ventrales Muskelfeld, sondern auch den einzelnen aus dem nämlichen Myotom hervorgehenden Muskeln. Mit dem dorsalen Felde zieht der dorsale, mit dem ventralen Felde zieht der ventrale Stamm eines Spinalnerven. Der ventrale Nervenstamm ist durch Plexusbildung ausgezeichnet. Man nennt deshalb diese ventralen Stämme auch Plexusnerven. Alle diese Nerven sind bekanntlich gemischt. Die sensibeln Fasern verlassen später die dorsalen und ventralen Muskelfelder, um an die Haut zu gehen. Die Sehnen sind im Stamm wie in den Extremitäten vom morphologischen Standpunkt aus nur funktionell abgeänderte Muskelabschnitte. Dasselbe gilt vom embryologischen Standpunkt aus. In der zweiten Hälfte des intrauterinen Lebens wird Muskelsubstanz in Sehne

umgewandelt. Auf frühen Stufen ist es nicht möglich, sie zu unterscheiden, weil beide aus dem nämlichen Myotom hervorgegangen sind. Der Querschnitt der Sehnenbündel erinnert deshalb an Muskelbündel und umgekehrt. Manche Fascien sind aus Sehnen hervorgegangen und diese aus Muskeln, sodass, kurz ausgedrückt, Fascien einen Hinweis auf alte, längst umgewandelte Muskeln enthalten können. Die Palmarfascie vertritt die Sehne des M. palmeris longus: sie ging einst bis zu den Fingern. Diese Sehnen sind aber aus Muskelbündeln durch Umänderung entstanden.

Die Entstehung der Plantarfascie wird auf eine Umänderung der distalen Portion des Musculus plantaris zurückgeführt [1]). Verlauf und Insertion einer Sehne zeigt also Verlauf und Insertion des Myotomes und seiner Derivate so gut an als der Muskel selbst. Freilich muss berücksichtigt werden, dass nach der Insertion bei dem Fötus noch Wanderungen auftreten können, die sich aber durch die Nervenversorgung erkennen lassen.

Die Entwickelungsgeschichte der Muskeln verfiel nicht sofort auf die Myotome, als die Quelle für sämtliche Muskeln. Remak hat zwar das Mesoderm als Muskelplatte bezeichnet und auf die „Urwirbel" aufmerksam gemacht. Sie sollten die Vorläufer der Wirbelsäule, ihrer Muskeln, ja sogar der Nervenwurzeln sein. Diese Lehre herrschte lange Zeit, allein man war genötigt, auch eine von der Muskelplatte Remaks unabhängige Entstehung vieler Muskeln, namentlich der ventralen Stammesmuskulatur anzunehmen. Die neue Lehre ist durch verbesserte Untersuchungsmethoden, durch die Beobachtungen an niederen Wirbeltieren, namentlich des Amphioxus (Kowalewsky, Hatschek) und durch die Cölomtheorie der Herrn Hertwig begründet worden.

b) Kopfhöhle und Urwirbel des Kopfes, Somiten.

In dem Mesoderm des Kopfes tauchen zweierlei Gebilde auf: Kopfhöhlen und Urwirbel. Ihre Anordnung ist verschieden. An dem Kopf der Wirbeltiere müssen ontogenetisch und phylogenetisch zwei Abschnitte unterschieden werden, ein vorderer grösserer, in welchem mit Höhlen versehene Gebilde gefunden werden, sog. Kopfhöhlen, und ein hinterer kleinerer, der Urwirbel enthält, welche in der Hauptsache denen des Rumpfes gleichen. Die Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten bildet das Gehörbläschen, das aber noch dem Vorderkopf zuzurechnen ist.

Somite. Die Urwirbel in dem hinteren chordalen Abschnitt des Kopfes. Sie sind bei den Säugern nur in geringer Zahl nachgewiesen. Bei den Wiederkäuern finden sich drei bis vier Urwirbel, bei einem Affenembryo (Cercopithecus cynomolgus) sind drei beobachtet. Günstiger liegen die Verhältnisse bei den übrigen Wirbeltierklassen. Bei der Eidechse sind fünf Urwirbel auf der Stufe der Myotome gezählt (Fig. 75), bei Entenembryonen drei bis vier. Kopfsomite sind dann noch bei Petromyzon gesehen worden. Sie entstehen wie jene des Amphioxus (v. Kupffer). Günstig liegen die Verhältnisse für den

[1]) Sutton Journ. of Anat. Vol. 19. 1884.

Nachweis von Urwirbeln auch an dem Kopf der Selachier. Die einzelnen Urwirbel sind dort wie überall, wo solche bisher beobachtet sind, durch Intersegmentallinien scharf getrennt, ihre quadratische Form ist deutlich ausgesprochen, und allgemein werden diese fünf distalen Kopfsomite für echte Urwirbel gehalten. Sowohl die Anlage, als die weitere Entwickelung ist dieselbe wie die der nächstfolgenden Urwirbel des Rumpfes. Auch bei ihnen spielen sich Vorgänge ab, welche eine Muskulatur hervorrufen, die sich

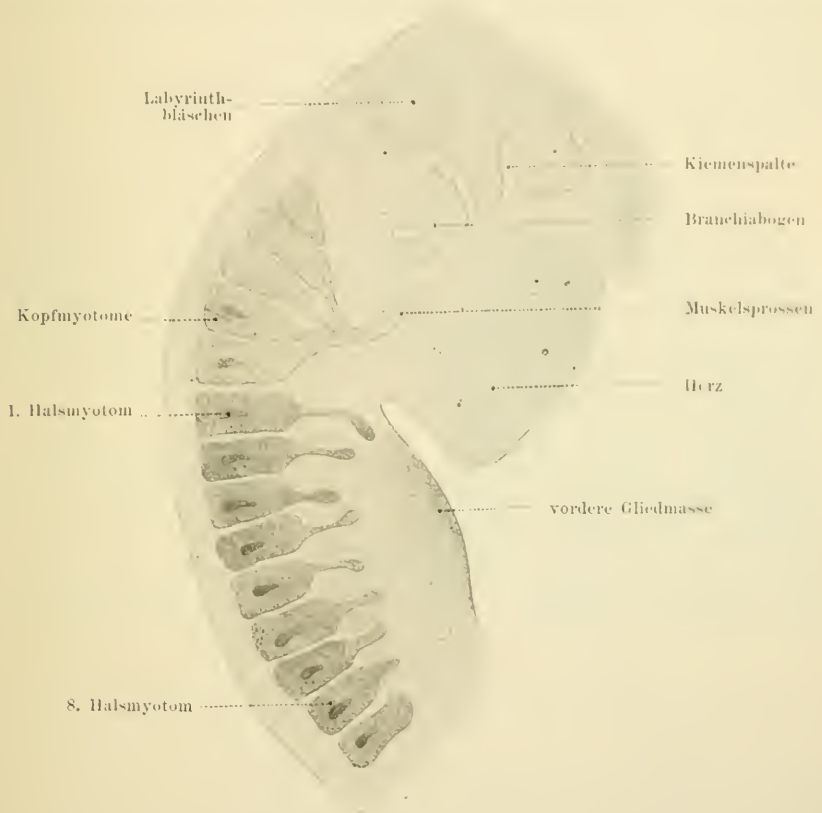


Fig. 75.
Hals und Hinterkopf eines Embryo von Lacerta viridis. 75 mal vergr. Nach Corning.

kontinuierlich in die Seitenrumpfmuskulatur fortsetzt und diese entsteht genau aus demselben Teile der Somite wie an dem Rumpfe. Und gerade so wie aus bestimmten Teilen der Urwirbel Bindegewebe hervorgeht, so auch an den distalen Kopfsomiten der Selachier. Es liefern also stets homologe Teile homologe Organe.

Der erste Urwirbel in dem chordalen Teil des Kopfes hat nach vorne keine scharfe Grenze, sondern nur nach hinten. Er geht vorne in das proximale Mesoderm über. Nachdem bei den Selachiern fünf Urwirbel an dem chordalen Abschnitt des Kopfes vorkommen, ist der sechste Urwirbel als

erster Rumpfwirbel und gleichzeitig als erster Halswirbel (wenigstens bei Amnioten) aufzufassen, auch bei all jenen Formen, welche fünf Kopfmyotome besitzen (wie Lacerta).

Urwirbel in dem vorderen prächordalen Abschnitt des Kopfes. Das Mesoderm des Vorderkopfes teilt sich in mehrere Abschnitte, die jedoch ein anderes Aussehen besitzen, als die bisher geschilderten Urwirbel. Sie stellen Höhlen dar, welche von einem Epithel begrenzt sind, das im Laufe der weiteren Entwickelung in quergestreifte Muskeln übergeht. Man nennt diese Gebilde Kopfhöhlen oder Kopfsomite. Bei den Selachiern sind vier solcher Kopfhöhlen nachgewiesen. Bei den Reptilien ebenfalls. Ihr morphologischer Wert als Urwirbel ist jedoch vielfach angefochten, weil ihre Ähnlichkeit mit den hinteren echten Kopf- oder den Rumpfsomiten eine geringe ist. Es ist zwar richtig, dass sie trotz der auffallenden Form quergestreifte Muskeln liefern, wie des Genaueren bei der Entwickelung des Muskelsystems ausgeführt werden soll, aber dieser Umstand giebt noch kein Recht, sie direkt mit Urwirbeln zu vergleichen: dagegen verdienen Beachtung die Hohlräume, welche in diesen Abschnitten vorkommen. Jeder Hohlraum kann einem Myocöl verglichen werden, ähnlich denen der Rumpfmyocöle. Ferner kommen die Nerven in Betracht und zwar diejenigen der Trigeminusgruppe. So liegen für die Deutung zwei Möglichkeiten vor: die prächordalen Somite sind entweder nur Myotomen vergleichbar, aus denen die Sklerotome zur Bildung des Kopfmesoderm bereits ausgeschieden sind, denen, wie schon erwähnt, auch Nephrotome und Gonotome fehlen: oder es sind lediglich imitatorische Bildungen des unsegmentierten Mesoderm, denen alsdann jede Bedeutung für die Metamerie des Kopfes abgeht. Die Annahme der zweiten Deutung stösst wegen der Nerven auf grosse Schwierigkeiten.

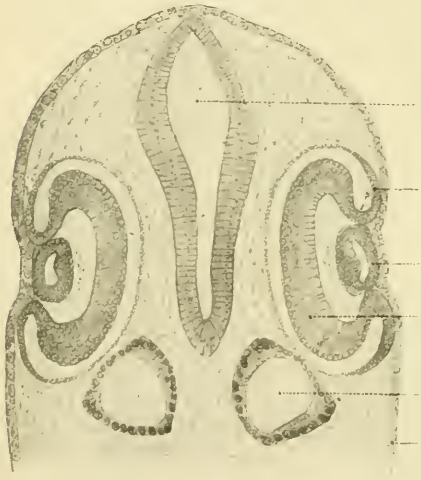


Fig. 76.
Kopf mit einer Kopfhöhle, Lacerta viridis. 100 mal vergr.

Die bis jetzt aufgefundenen Kopfhöhlen bedürfen noch eines weiteren Studiums auf breitester, vergleichend embryologischer Grundlage, namentlich auch während der ganzen Zeit der ontogenetischen Entwickelungsperiode. Es bestehen ansehnliche, noch unaufgeklärte Unterschiede.

Bei den Urwirbeln liefert nur eine ganz bestimmte und scharf begrenzte Stelle der medialen Wand Bindegewebe (ein Sklerotom); an den Mesodermabschnitten des Vorderkopfes beteiligt sich dagegen die ganze mediale Wand an der Bildung des Bindegewebes. Während ferner die Muskulatur der Urwirbel zunächst aus der medialen Wand entsteht, nimmt sie im Vorderkopf zum grössten Teil aus der lateralen und zum kleinern Teil aus der hinteren Wand der Kopfhöhlen den Ursprung. Die Muskeln werden bei den Fischen zu Kiemenmuskeln und Augenmuskeln, bei den höheren Tieren übernehmen diese Kiemenmuskeln andere Funktionen, sie treten z. B. in den Dienst des Kauapparates oder denjenigen des Gehörorganes und werden hier zu Muskeln des Mittelohres (Tensor tympani, Stapedius), allein ihre Herkunft bleibt die nämliche, sie stammen doch von Myotomen, wie es den Anschein hat nach allem, was wir über die Herkunft von Muskeln überhaupt, und denen des Kopfes insbesonders wissen. Doch muss klar gestellt werden, ob die erwähnten Unterschiede von prinzipieller Bedeutung sind oder lediglich (cänogenetische) Abänderungen als Folge des eigenartigen Baues des Vorderkopfes. Um sie dreht sich das grosse Problem von der Metamerie des Wirbeltierkopfes.

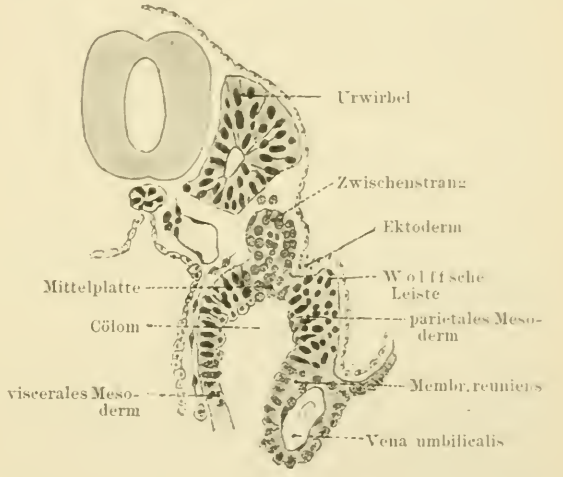


Fig. 77.
Menschlicher Embryo, 14—16 Tage alt. Linke Hälfte des Querschnittes. 240 mal vergr.

c) Parietales und viscerales Blatt des Mesoderm.

In der ursprünglich einheitlichen Mesodermmasse des Embryo erfolgt (bei den Amnioten und dem Menschen) peripher eine Spaltung und damit die Herstellung eines parietalen und eines visceralen Blattes des Mesoderm. Im Bereich der Stammzone unterbleibt bei den Amnioten die Spaltung[1]), dort tauchen die Urwirbel und ihre Derivate auf. Sie machen auf der Höhe ihrer Entwickelung die Feststellung der Grenzen ausführbar, welche zwischen ihnen und dem parietalen und visceralen Blatt des Mesoderm gezogen werden müssen. Bei dem menschlichen Embryo des 14.—16. Tages ist die Grenze folgendermassen ausgeprägt (Fig. 77). Ventral von dem Urwirbel liegt eine Zellenmasse, welche bei den Amnioten mit dem indifferenten Namen des Zwischenstranges und der Mittelplatte bezeichnet wird. Der Zwischenstrang besteht in einem Band, das auf Querschnitten annähernd einen runden Zellfleck bildet. Sehr bald erscheint im Innern ein Lumen. Der Strang

Mittelplatte

[1]) Nicht bei den Anamnien.

bildet sich allmählich zum Wolffschen Gang aus, einem hervorragenden Teil des exkretorischen Apparates. Die Embryologie der Anammien und der Reptilien unter den Amnioten zeigt, dass dieser Gang und die unmittelbar mit ihm verbundene Mittelplatte einst zu dem Urwirbel gehörten und später als Derivate desselben hervortraten. Der Zwischenstrang ist aus diesem Grunde auch bei dem Menschen als ein Derivat des Urwirbels aufzufassen. Ventral von demselben beginnt nun das Bereich der früheren Parietalzone[1]) und jetzt dasjenige des parietalen und visceralen Blattes des Mesoderm (Fig. 77). Beide bestehen anfangs aus einfachen epithelartigen Lamellen. An ihrem dorsalen Ende gehen sie in einander und auch in die Mittelplatte über. Dort ist das dorsale Ende der Leibeshöhle und der Beginn des verschiedenen Verlaufes, den diese beiden Blätter einschlagen (Fig. 77).

Das viscerale Blatt des Mesoderm wird bei allen Wirbeltieren und auch bei dem Menschen zu dem Mesoderm des Darmrohres. Es wendet sich medial, legt sich an das Entoderm und bleibt von nun an mit ihm verbunden (Fig. 77). Es bildet also das die entodermale Schichte umhüllende Mesoderm und damit auch zugleich die Bindesubstanz der Drüsen, welche aus dem Darmrohr hervorgehen (die Bindesubstanz der Lunge, der Leber, des Pankreas u. dergl.), ferner die Submucosa des Darmrohres; die Muscularis desselben und zwar sowohl die Muscularis mucosae, als die Muscularis intestini, also in all diesen Teilen ungegliedertes Mesoderm; dann den Endothelüberzug des Darmrohres im weitesten Sinne, wie die Pleura pulmonalis, die Serosa des Darmkanals. Das viscerale Blatt liefert auch das Mesoderm der Mesenterien und der Netze, die Milz und die Lymphdrüsen und eine grosse Zahl jener Bänder, welche als Befestigungsbänder der Eingeweide bezeichnet werden.

In der Harnblase von Salamanderlarven und jungen Salamandern kann man alle Übergänge von gewöhnlichen, verästelten Bindegewebszellen bis zu platten Muskelzellen nachweisen.

Bei den Amnioten und dem Menschen setzt sich das viscerale Blatt des Mesoderm auf den Dottersack fort als Dottersack-Mesoderm. In ihm tauchen bei dem Menschen die ersten Blutinseln und viele Gefässe auf, welche den Dotterkreislauf herstellen. Dasselbe ist bei den Amnioten der Fall. Das Dottersack-Mesoderm liefert die Hämatoblasten, aus denen rote und weisse Blutkörperchen hervorgehen.

Das parietale Blatt des Mesoderm legt sich an das Ektoderm an und bleibt mit ihm von nun an verbunden. Es wird zu dem ungegliederten Mesoderm der Körperwand, begrenzt lateral die primitive Leibeshöhle des Cölom (Fig. 77) und stellt die Membrana reuniens

[1]) Die Parietalzone der rechten und der linken Seite werden auch als „Seitenplatten“ bezeichnet.

anterior dar, welche derjenigen der andern Seite sich nähert und so den cylindrischen Leib des Embryo allmählich modellieren hilft. Ehe die Verwachsung mit dem parietalen Blatt der andern Seite stattfindet, bildet es, dem Ektoderm sich anschliessend, die mesodermale Schichte des Amnion, das amniotische Mesoderm, das sich überdies spaltet, um als Serosa an der Bildung der Placenta fötalis sich zu beteiligen und während des intrauterinen Lebens eine wichtige Rolle als gefässführende Membran zu spielen. Die von der parietalen Wand des Mesoderm hergestellte Körperwand wird erfüllt von der nach der Mittellinie vordringenden ventralen Kante des Myotomes. Die segmentierte Muskulatur wächst in Form der ventralen Felder des Seitenrumpfmuskels ein, mitsamt den Myosepten und erreicht allmählich die vordere Mittellinie. Aus dem parietalen Mesoderm entsteht ferner die Cutis aussen, die Auskleidung des Cölom innen mit jenen Membranen geformten Bindegewebes, welche unter dem Namen der Pleura costalis und des parietalen Blattes des Peritonaeum in der systematischen Anatomie beschrieben werden. Als innere Grenzschichte tritt wie bei dem visceralen Blatt des Mesoderm ein Zellenlager auf, das als Endothel bezeichnet wird. An der dorsalen Wand des Cölom, an der Mittelplatte (Fig. 77), dort wo parietales und viscerales Blatt ineinander übergehen, dringt später der exkretorische Apparat in den Raum. Hier verbinden sich segmentiertes und unsegmentiertes Mesoderm und liefern jene Organgruppe, die unter dem Namen des exkretorischen Apparates zusammengefasst wird. In dem menschlichen Körper giebt es also segmentiertes und unsegmentiertes Mesoderm, ebenso in dem Körper der übrigen Cranioten. Beide Arten des Mesoderm haben wichtige physiologische Funktionen und morphologische Eigenschaften. Die aus ihnen hergestellten Organe durchdringen sich aber gegenseitig. Nur während der Entwickelungsperiode sind ihre Gebiete getrennt.

e) Mesenchym.

Der Unterschied zwischen beiden Mesodermarten, der eben hervorgehoben wurde und der, weit verbreitet, auch in andern Tierkreisen nachweisbar ist, hat die Unterscheidung von Mesoblast und Mesenchym veranlasst (O. u. R. Hertwig). Embryonale Zellen, welche einzeln aus dem epithelialen Verbande ausscheiden, dienen dazu, zwischen den epithelialen Grenzblättern ein mit zerstreuten Zellen versehenes Sekret- oder Bindegewebe zu erzeugen, dessen Zellen die mannigfachsten Differenzierungen eingehen können. Dieses Gewebe und alle seine Derivate führen den Namen Mesenchym. Auch das Blut wird dazu gerechnet. Der Ausdruck „Mesoblast" bezeichnet segmentiertes Mesoderm. Diese Mesenchymtheorie fällt zu einem Teil mit denjenigen Beobachtungen zusammen, welche ein segmentiertes (gastrales) und ein unsegmentiertes

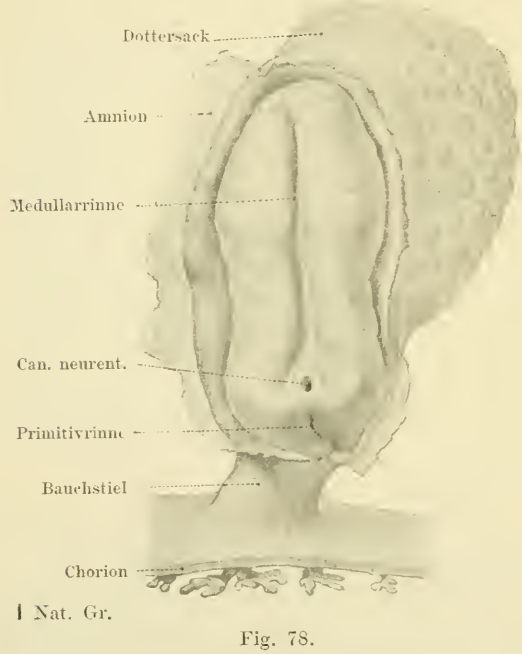
(peristomales) Mesoderm unterscheiden lehrten. In dieser erweiterten Auffassung findet die Mesenchymtheorie ihren Platz.

Die Entwickelung der Muskelfaser: Neben den älteren Angaben von Stannius, Remak, Weismann u. A. siehe Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857. — Hertwig, O. und R., a. a. O. — Rabl, Theorie des Mesoderms, a. a. O. — Maurer, Morph. Jahrb. Bd. 21. 1894, und die Lehrbücher der Histologie. — Über Entwickelung und Bau der Myotome vergl. Balfour a. a. O., Hertwig, Rabl; Ziegler, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 32. 1888 — van Wijhe, ebenda. Bd. 33. 1889. — Mollier, Anat. Hefte. Bd. 3. 1883.

VIII. Die Grenzen des Fruchthofes und der Randwulst[1]).

Dotterwall; Periblast; Einfluss wechselnder Dottermengen; Doppelbildungen.

Der Keimhautrand ist die scharfe Grenzlinie zwischen Embryo und Dottersack der Säuger und des Menschen. Sobald die Differenzierung bis zur Bildung des Amnion geführt hat, das bei dem Menschen schon vor dem Auftreten der Urwirbel vollendet ist, sitzt der Embryo samt der Keimhaut wie ein flacher Kahn, Carina, auf der Oberfläche der Dotterkugel. Die ganze Anlage ist scharf von der Wölbung des Dottersackes unterscheidbar (Fig. 78). An dem Rande tritt die Spaltung des Mesoderm auf, das eine Blatt, das parietale Mesoderm, bedeckt das Amnion, das viscerale Blatt, den Dottersack. Wo sie auseinander weichen, befindet sich der Keimhautrand (Fig. 79). Dieses Verhalten lässt sich rückwärts verfolgen bis zu dem ersten Auftreten des Embryonalschildes (Fig. 37, S. 83), wo der Übergang des Ekto- und Entoderm auf die Keimblase ohne Unterbrechung erfolgt und noch kein auffallendes Zeichen die Grenze des embryonalen Leibes an-



1 Nat. Gr.

Fig. 78.

Menschlicher Embryo mit schuhsohlenartiger Keimhaut, mit Medullarfurche und Medullarwülsten, ohne Urwirbel. Das Amnion geöffnet. Länge 2 mm. Dorsalansicht. 30 mal vergr. Nach Graf Spee. (Rekonstruktion.)

1) Synonyma: Keimwall.

deutet. Allein sobald der Rand sich scharf abgrenzt, so deutet diese Marke die Stelle an, an der sich der Embryo allmählich von der Keimblase befreit; denn er selbst nimmt an Umfang zu, während der Dottersack mehr und mehr zu einem bedeutungslosen Anhang herabsinkt. Bei den Säugern ist dieses Verhalten des Randes gleichzeitig ein Beweis, dass trotz der totalen Furchung die Wirbeltiere von einem Vorfahren abstammen, der dotterreiche Eier besass, ähnlich denen des Schnabeltieres und seiner nächsten Verwandten. Denn nur bei Eiern mit einer grossen Dottermenge kommt es zu einer so scharfen Abgliederung des Embryo vom Dottersack. Bei totaler Furchung, wie bei der des Amphioxus, der Cyclostomen und vieler Batrachier, vor allem bei dem Frosch, kommt es zu keiner Abgliederung des Embryo, weil ein Dottersack fehlt. Bei den Eiern mit Nahrungsdotter ist nämlich nur eine kleine

Abgliederung.

Fig. 79.

Menschlicher Embryo von 2 mm Länge, noch ohne Urwirbel und ohne Chorda. Querschnitt von Fig. 78. Nach Graf Spee.

Menge der Bildungsdotter, am oberen (animalen) Pol des Eies an dem Furchungsprozess beteiligt. Dieser Bildungsdotter liefert nach der Furchung zunächst eine „Keimscheibe", auf der aus den Keimblättern der Embryo hervorgeht und sich abgliedert, während der Rand der Keimscheibe nach und nach die Dotterkugel umwächst. Dieser Rand ist ein auffallendes Gebilde, das z. B. bei den Selachiern als verdickter Wulst einige Zeit lang bestehen bleibt. Eine dieser Stufen ist in Fig. 80 abgebildet. Die Scheibe ist durch einen scharfen Rand gegen den übrigen Dotter abgesetzt, durch den Randwulst. Nach der Embryonalanlage zu ist er etwas unregelmässig, dort sind die eben entstandenen Blutinseln; nach hinten ist er lappenartig verlängert in Form der sogen. Schwanzlappen, dazwischen mit einer Randkerbe versehen. Hinten geht der Randwulst in die Embryonalanlage über, die deutlich symmetrisch ist, ansehnlich aus der Ebene der Keimhaut sich emporhebt und aus den Medullarplatten und der Medullarfurche besteht.

Bei den Knochenfischen mit viel Nahrungsdotter ist das Verhalten des Randwulstes übereinstimmend. Bei den Salmoniden ist die Keimscheibe

Umwachsung.

z. B. von einem dicken und scharfen Rand umgrenzt, der mit freiem Auge bemerkbar ist. Die Fig. 81 zeigt ihn an einem (10mal) vergrösserten Lachsei auf dem Wege der Umwachsung, schematisch. Die Embryonalanlage sieht mit der Spitze gegen den oberen Eipol, der hutförmig bedeckt ist von der halbkugeligen Keimhaut. Der Randwulst hat bereits den Äquator der Dotterkugel umwachsen, unter seinem Rand ragt ihr noch freier Dotter hervor. Bei den Sauropsiden ist der Keimhautrand ebenfalls verdickt, auch er umwächst zu einem grossen Teil die Dotterkugel, allein seine charakteristischen Eigenschaften verlieren sich viel rascher, als bei den eben erwähnten Formen. Am Vogelei ist er bei seinem ersten Auftreten zwar nahezu 1 mm breit und wird zuerst als dunkler Fruchthof bezeichnet (Area opaca), weil bei durchfallendem Licht die Strahlen spärlicher hindurchtreten als in der Mitte, die deshalb hell erscheint (Area pellucida); allein schon bei den Reptilien und noch mehr bei den Vögeln verliert sich die auffallende Verdickung ungemein rasch, weil bei der Grösse des Dotters die Umwachsung rapide fortschreitet und sich damit, wenigstens äusserlich, die Erscheinung verliert.

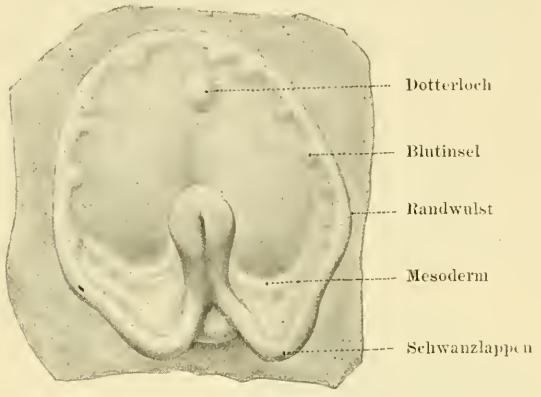


Fig. 80.
Keimhaut von Torpedo ocellata mit dem Randwulst. Stadium C. 15 mal vergr.

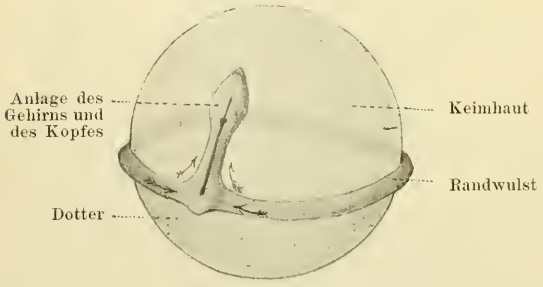


Fig. 81.
Ei eines Salmoniden. Umwachsung des Dotters durch den Randwulst. Nach His.

Dieser Randwulst wird bei den Fischen dadurch hervorgebracht, dass sich die obere Zellenreihe der Keimhaut gegen den Dotter hin umschlägt, um sich an der Bildung des Entoderm zu beteiligen. Er heisst deshalb auch Umschlagsrand. Er ist verdickt, weil eine stärkere Zellanhäufung sich dort befindet (siehe Fig. 82), dann weil sich der Rand von seiner Dotterlage etwas emporhebt. Das ist namentlich an dem hinteren Umfang der Keimscheibe der Fische der Fall. Die unter die Keimhaut einspringende Rinne wird als beginnende Gastrulahöhle aufgefasst. Vergleicht man die Bildung des Entoderm des Amphioxus, das durch Invagination entsteht, so spielt sich an dem Umschlagsrand der

Selachier der analoge Vorgang ab, denn auch bei ihnen entsteht durch den Umschlagsrand Entoderm, das aber wegen der grossen Dottermenge nicht sofort als eine vollständige Zellenschichte vorhanden ist, sondern erst allmählich aufgebaut wird. Im Anschluss an den Umschlagsrand wird nach und nach das untere Grenzblatt, das Darmblatt, ausgebildet. Umschlagsrand.

Unter solchen Umständen erhält dieser Umschlagsrand für kurze Zeit, wenigstens so lange keine auffallenden Umwandlungen ihn verändern, die Bedeutung einer wichtigen Stelle für die vergleichende Embryologie, er ist homolog dem Urmundrand der Gastrula des Amphioxus und der Batrachier, denn das sich neubildende Entoderm schiebt sich, wie bei dem Amphioxus, immer mehr und mehr unter das Ektoderm und würde sofort zwei Keimblätter herstellen, wenn nicht zuvor noch Mesoderm denjenigen Zwischenraum ausfüllte, der wegen der Übereinstimmung mit dem homologen Raum am Keimling des Amphioxus oder des Frosches „Furchungshöhle" genannt wird. Sobald die Keimscheibe sich mehr ausbreitet und die Gefässbildung beginnt, verschwindet aber dieser Umschlagsrand und damit auch die Spur der Gastru-

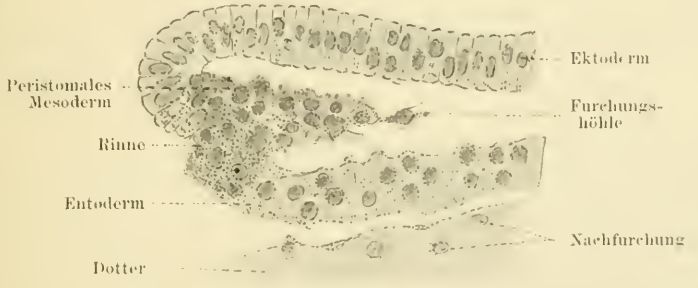


Fig. 82.
Randwulst im Querschnitt, Selachier (Torpedo ocellata). 250 mal vergr.

lation. Es ist also nur eine kurze Zeit die Vergleichbarkeit der Vorgänge möglich. Ist dieser Zeitpunkt vorüber, dann treten andere Bildungen im Bereich der Keimscheibe auf, welche die früheren verwischen.

Bei den Sauropsiden kommt es bei der Entstehung der Keimscheibe auch zur Entwickelung eines Randwulstes mit den nämlichen Eigenschaften wie bei den Selachiern, allein die Vorgänge sind im einzelnen nicht so leicht zu überblicken, jedoch sind Umschlagsrand, die damit verbundene Anlage des Entoderm, Reste einer Furchungshöhle und Entstehung des Mesoderm (namentlich im hinteren Umfang der Keimscheibe unter der Form des peristomalen Mesoderm) unverkennbar.

Bei allen dotterreichen Eiern (Selachier, Salmoniden und Sauropsiden) ruht die Keimscheibe auf einer Schichte feinkörnigen Dotters, in welchen Kerne eingestreut sind, Merocyten, auch Dotterzellen genannt. Sie sind besonders zahlreich im Bereich jener Dotterschichte, auf welcher der Randwulst der Keimhaut aufruht. Bei vielen Species ist diese Dotterschichte dadurch so eigenartig geformt und die sich an Dotterwall.

das Entoderm herandrängenden Kerne sind so zahlreich, dass diese ganze Zone bei den Vögeln als Dotterwall bezeichnet wurde, bei den Knochen- und Knorpelfischen dagegen die Bezeichnung Periblast erhielt. Dieser Periblast ist also eine zellenproduzierende Dotterschichte, welche nach Ablauf der Furchung noch immer neue Zellen entstehen lässt unter Umständen, welche mit denen der echten Furchung nur eine entfernte Merocyten. Ähnlichkeit haben, weil die Furchungsspindeln fehlen, sog. Merocyten. Man bezeichnet den Vorgang im Dotterwall als Nachfurchung.

Die Zellen vermehren sich nach vorausgehender Kernteilung; die Zellschicht umgreift schliesslich den ganzen Dotter, ihre Zellen liegen oft in mehreren Lagen übereinander. Diese zuerst um den Rand des Keimhügels sich bildenden Zellenmassen bezeichneten Agassiz und Whitman als Periblast, van Bambeke als couche intermédiaire. Neuerdings werden sie als Dottersyncytium bezeichnet.

Diese Nachfurchung, an der sich der Dotter beteiligt, ist sehr mannigfach erklärt worden. Vieles an den Vorgängen, namentlich an der Rolle, welche diesen Zellen zukommt, ist noch unaufgeklärt, aber manches steht heute fester als je und dazu gehört die Überzeugung von der Einheit des Eies. Das Ei ist ein Organismus von einer fast unendlichen Kompliziertheit seiner Moleküle. Es ist eine Individualität, welche Alles, was von dem mütterlichen Wesen ihm zugeführt wird, auch Zellen, zu seiner eigensten Substanz umwandelt. Das Ei ist ein Ganzes mit der eminenten Fähigkeit, sich zu einem Vertreter seiner Species zu entwickeln, der dann eine besonders organisierte Individualität mit einem ganz bestimmten Ich darstellt. Das Ei ist trotz aller Zuthaten von weissem und gelbem Dotter, von Pigment, Fett, Krystallen, eine biologische Einheit ohne jeden Dualismus. Das Vorhandensein von Nahrungsdotter ändert den Entwickelungsgang in manchen sehr wichtigen Punkten, aber dennoch wird dadurch die prinzipielle Regel des Aufbaues nicht erschüttert. Die Lehre von der Entwickelungsgeschichte des Menschen verlangt die Kenntnis der Vorgänge an den meroblastischen Eiern überhaupt und auch jener Vorgänge an dem Randwulst. Denn das dotterarme Ei der Säuger und des Menschen ist aus einem dotterreichen Ei hervorgegangen. Auf den ersten Augenblick scheint dies nicht der Fall, denn das Ei ist sehr klein, es besitzt eine totale Furchung und lässt keinen Nahrungsdotter erkennen. Dennoch ist es nach allen Anzeichen aus einem Ei mit viel Nahrungsdotter hervorgegangen. Wie bei den erwähnten Fischen oder den Vögeln, geht auch bei den Säugern die Anlage der Keimhaut mehr in die Breite, das Blut entsteht entfernt von der Körperanlage des Embryo, Stammzone und Parietalzone liegen flach vor dem Beschauer und am Rande der Keimhaut spielen sich Vorgänge ab, welche an jene in

dem Randwulst bei den Selachiern teilweise erinnern. Diese Annahme wird fast zur Gewissheit durch die Art und Weise, wie sich das Herz entwickelt. Es entsteht bei den Säugern aus zwei weit auseinanderliegenden Hälften, die in der Mitte verwachsen, gerade wie bei den Reptilien und Vögeln. Endlich spricht dafür die Entdeckung, dass die niedersten Säugetiere Eier mit viel Nahrungsdotter besitzen (Haake, Caldwel, Semon). Aus all diesen Beobachtungen wird der Schluss gezogen, dass die jetzt holoblastischen Eier der Säuger einst meroblastisch waren und manche Erscheinungen während der Entwickelung deshalb nur mit Rücksicht auf solche Herkunft verständlich werden. Der Randwulst zeigt überdies bei der Entwickelung der Knorpelfische, der Salmoniden, dann der Reptilien und Vögel eine Reihe von Funktionen, von denen folgende Erwähnung verdienen:

1. Der Randwulst liefert das Material für die Umwachsung des Dotters.

2. Die Entwickelung des Blutes und der ausserembryonalen Gefässe geschieht unter seiner Hülfe im Anschluss an das viscerale Blatt des Mesoderm.

3. Der Randwulst liefert Bildungsmaterial für den Aufbau des Embryo, namentlich für den Hinterrumpf. Die beiden homotypen Keimstreifen bei den Selachiern und Salmoniden, die „Sichel" an der Keimhaut der Reptilien (bei den Schildkröten besonders deutlich), verwandte Bildungen bei den Säugern und dem Menschen stehen mit dem Auftreten des Hinterrumpfes aus zwei symmetrischen Keimstreifen im Zusammenhang (Figg. 80 und 81). Um die Berechtigung vorstehender Deutungen des Randwulstes und noch anderer mit ihm zusammenhängender Bildungen, wie des Canalis neurentericus, der Primitivrinne und der Sichel, anzuerkennen, ist eine Erwägung unerlässlich, welche an die wechselnden Mengen des Dotters anknüpft. Diese an sich untergeordneten Bildungsstoffe sind der Grund, dass die Entwickelungsverhältnisse aller meroblastischen Eier sich gegenüber den holoblastischen eigenartig gestalten. Von dem Amphioxus zu den Cyclostomen nimmt die Dottermenge etwas zu, um bei den Selachiern sehr bedeutend zu werden. Von diesen zu den Ganoiden schrumpft der Nahrungsdotter wieder zusammen. Nun trennen sich die ferneren Wege der Wirbeltiere. In der Richtung zu den Knochenfischen nimmt die Menge des Nahrungsdotters zu, in der Richtung nach den Amphibien schrumpft er zusammen. Auf dem Wege von den Amphibien zu den gemeinsamen Vorfahren der Amnioten haben sich die Verhältnisse noch weiter kompliziert. Es haben die Eier von den Amphibien her abermals Nahrungsdotter erworben — auf der einen Seite die Eier der Sauropsiden, anderseits die der primitiven Säuger; hier behielten aber nur die am tiefsten stehenden Formen den Nahrungsdotter, während ihn

Randwulst und Hinterrumpf.

alle höheren, mit der gleichzeitigen Ausbildung neuer günstiger Ernährungsbedingungen für die sich entwickelnden Eier, wieder bis auf geringe Spuren verloren. Das Gesagte kann durch Fig. 83 zum Ausdruck gebracht werden.

Die nach auf- oder nach abwärts gerichteten Winkelzeichen unterstützen die Anschauung von der wiederholten Ab- und Zunahme der Dottermenge, die nicht eintreten konnte, ohne den ganzen Entwickelungsgang zu beeinflussen. Mit all diesen Umständen muss die Beurteilung der Vorgänge im Randwulst rechnen, um zu verstehen, dass er dem Urmundrand des Amphioxus, dem Urmund oder den Blastoporuslippen der Froschlarve gleichwertig ist, und dass damit der ganze Kreis der Wirbeltiere hierin ein und dieselbe Anordnung erkennen lässt.

Fig. 83.

Die wechselnden Mengen des Dotters in den Eiern der Wirbeltiere, schematisch dargestellt. Nach Rabl.

Die grosse Bedeutung des Randwulstes für die Embryonalanlage wird ganz besonders klar gelegt durch die Entstehung einer bestimmten Klasse von Doppel- und Mehrfachbildungen. In dem normalen Zustand beginnt an dem Randwulst die Embryonalanlage. Die Figg. 80 und 81 zeigen diesen Anfang. Von der Randkerbe aus entsteht der Embryo in der Weise, dass eine vorspringende Masse von Zellen den Kopf des zukünftigen Individuums andeutet. Bei den Doppelbildungen gelangen nach vielen Beobachtungen zwei Embryonen zur Entwickelung (Fig. 84 *A*). Sie stehen sich entweder meridional gegenüber oder sind in verschiedenen Abständen auf den Umfang verteilt, von welchem aus ihre vorderen Enden in das helle Mittelfeld hineinragen. Statt dass, wie gewöhnlich, nur eine einzige Embryonalanlage auftritt (Figg. 80 und 81), sprossen also aus den angehäuften Keimzellen in dem Randwulst zwei Embryonalanlagen hervor. Jede derselben hat ein bestimmtes Gebiet des Randwulstes nach beiden Seiten anschliessend für sich. In ihrer weiteren Ausbildung entsteht jeder der Embryonen wie gewöhnlich dadurch, dass mehr und mehr Teile des Randwulstes je zu beiden Seiten an ihn herantreten. Die Embryonalanlagen werden einander genähert, der Randwulst besteht

dann aus einer langen Strecke und einer kurzen. Die weiteren Folgen für die Entwickelung des Fischkörpers sind nun freilich unter solchen Umständen verhängnisvoll. Während die beiden Embryonalanlagen sich verlängern, müssen sie sich notwendigerweise auch nähern, sobald die kurze Zwischenstrecke aufgebraucht ist. Die medialen Hälften der Embryonen geraten schliesslich aneinander, verwachsen, und die noch vorhandene lange Strecke des Randwulstes liefert einen Körper, der nunmehr einfach und nicht mehr doppelt ist. Die Fig. 84 *B* zeigt den Beginn des gemeinsamen Rumpfes, die Fig. 84 *C* die Vollendung. Ein fertiges Doppelmonstrum und eine Form, wie sie unter den Fischen zu den allerhäufigsten gehört, ein Anadidymus, ist entstanden unter der hervorragenden Beteiligung des Randwulstes. Zu der vorderen Embryonalanlage bildet der Randwulst die hintere. Die Natur beweist durch diese Doppelmonstra am besten selbst die Bedeutung des Randwulstes für den Aufbau des Embryo, denn es wird unumstösslich, dass in ihm das Material liegt, um den Körper der normalen wie abnormen Individuen aufzubauen. Der Randwulst ist „embryoblastisch".

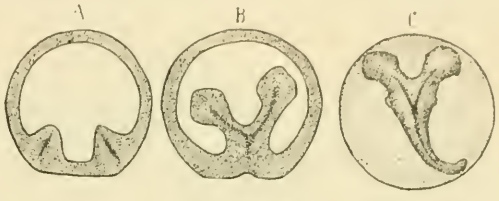


Fig. 84.
Schema über die Beteiligung des Randwulstes bei Doppelbildungen der Knochenfische. Nach Rauber.
A Doppelte Embryonalanlage an dem Randwulst, *B* Wachstum von *A*, *C* Vollendung der Doppelbildung.

Auf den grossen Einfluss des Nahrungsdotters auf die ersten Bildungsvorgänge hat Häckel schon vor 20 Jahren aufmerksam gemacht. Neuerdings Rabl (Anat. Anzzeiger 1888, S. 654). — Der Randwulst ist schon Pander bekannt gewesen und seit 1817 wurde er stets als ein wichtiger Abschnitt der Keimhaut angesehen. Rauber nennt ihn den gewaltigsten Teil des Keimes. Bei den holoblastischen Eiern liegen die Eigenschaften, welche soeben von dem Randwulst aufgeführt wurden, alle im Innern der Furchungskugeln verborgen und zumeist jener, die um den Urmund herum liegen. Bei den dotterreichen Eiern sind diese Eigenschaften dagegen in den Randwulst und also an die Peripherie des Keimes verlegt und dadurch sind manche dieser Vorgänge, wie z. B. die Verwachsung der homotypen Keimstreifen (Fig. 80, 81, 84), die Entstehung des Blutes, des peristomalen Mesoderm (Fig. 82) u. s. f. übersichtlicher geworden als bei Formen, bei denen sich alles dies dicht gedrängt im Innern des Embryo abspielt. Rauber hat die Bedeutung des Randwulstes für die normale, wie für die abnorme Entwickelung zu einer „Theorie der excessiven Monstra" verwendet, wie sie bei Knochenfischen, Batrachiern und Vögeln vorkommen. Virchows Arch. Bd. 73. Siehe dort auch die Litteratur. Es ist wahrscheinlich, dass auch bei den Säugetieren und dem Menschen ein ansehnlicher Teil der Doppelmonstra aus derselben Theorie erklärbar ist.

Rauber, Primitivstreifen und Neurula der Wirbeltiere. Leipzig 1877. Über den Randwulst sind mehr als hundert Arbeiten erschienen. — Disse, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16. 1879. — Waldeyer, ebenda. Bd. 22. 1883. — Ausführliches Litteraturverzeichnis bei Mehnert, Morph. Arbeiten, herausg. von Schwalbe. Bd. 6. 1897.

III. Teil.

Die Eihüllen.

Allgemeines.

Die Eier aller Wirbeltiere sind unmittelbar nach der Ablage von einer Hülle umgeben, die selbst bei niederen Wirbeltieren schon recht zusammengesetzt sein kann (Selachier). Bei den höheren Wirbeltieren werden die Umhüllungen des Eies noch mehr kompliziert und unter dem Namen der Eihäute zusammengefasst. Der Grund der steigenden Komplikation liegt darin, dass der Embryo nicht eine bestimmte Summe von Nahrungsdotter mit auf den Weg bekommt, der für die Körperanlage ausreicht, wie dies besonders auffallend bei den Reptilien und Vögeln der Fall ist, sondern durch ein besonderes Organ, durch die Placenta, von der Mutter aus während des intrauterinen Lebens ernährt wird. Alle Säugetiere, welche sich mit Hülfe eines solchen Aderkuchens entwickeln, hat man zu einer grossen Unterklasse, zu derjenigen der Placentalier, vereinigt, zu der auch der Mensch gehört. Daneben entwickelt der Menschenembryo auch noch andere Gebilde, welche während der Zeit seines Aufbaues eine wichtige Rolle spielen, wie z. B. die Allantois und das Amnion, „Fötalanhänge", die er mit den Embryonen der Reptilien und Vögel gemein hat. Der leichteren Übersicht wegen unterscheidet man: 1. die Fötalanhänge, d. h. Bildungen, welche von dem Embryo selbst herrühren, nämlich:

a) das Amnion oder die Schafhaut samt der serösen Hülle.

b) das Chorion oder die Zottenhaut.

c) der Dottersack.

d) die Allantois

2. Die Fötalhüllen, auch accessorische oder mütterliche Hüllen, welche von dem mütterlichen Organismus geliefert werden, nämlich:

a) die Deciduen oder die hinfälligen Häute und zwar die Decidua vera und reflexa und serotina

b) die Placenta oder der Aderkuchen.

Die Fötalhüllen und die Fötalanhänge sind Organe von allgemeiner Bedeutung. Durch das Amnion schliesst sich der Mensch der grossen Abteilung der amnioten Wirbeltiere an. Der Dottersack kommt in allen Wirbeltierklassen vor und hat überall die gleiche physiologische Rolle. Das Chorion wird bei allen Säugern von dem Ektoderm der Keimblase hergestellt und die Allantois ist stets eine Verlängerung des mit dem Mesoderm umhüllten Darmrohres bei drei Wirbeltierklassen, den Reptilien, Vögeln und Säugetieren. Die Fötalhüllen haben keine solch weite Verbreitung, denn sie kommen nur bei einem Teil der Säuger vor.

Unter den mütterlichen Eihüllen werden, unter der Bezeichnung Prochorion, auch die Zona radiata aufgeführt, dann der Discus proligerus, der das Ei in dem Graafschen Follikel umgiebt, endlich die Gallertschichten,

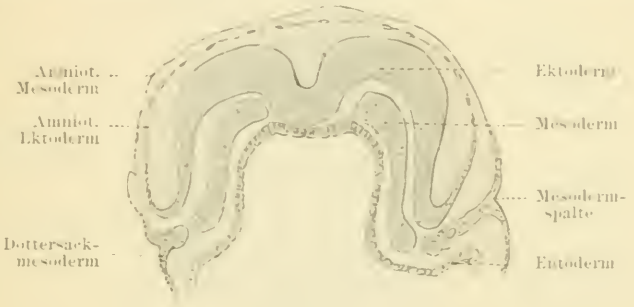


Fig. 85.
Mittleres Keimblatt eines menschlichen Embryo, noch ohne Urwirbel und ohne Chorda. Querschnitt. Nach Keibel.

welche bei manchen Säugern (Kaninchen, Opossum) während des Durchganges des Eies durch die Eileiter auf der Zona pellucida abgelagert werden. Was die beiden ersten Hüllen betrifft, so wurden sie schon erwähnt (siehe oben S. 16). Die Gallerthülle ist überdies bei den Säugern keine allgemeine Erscheinung. Sie kommt weder an dem Eileiterei des Rehes noch des Schafes vor. Ob bei dem Menschen etwas derart existiert, ist zur Zeit noch unbekannt.

A. Fötalanhänge.

I. Das Amnion und die seröse Hülle.

Das Amnion[1]) ist eine sackförmige Membran, welche den Embryo zunächst umhüllt. Reptilien, Vögel und Säuger besitzen diese Membran ausnahmslos, sie heissen deshalb auch mit einem generellen Namen Amnioten. Fische und Amphibien, denen es fehlt, heissen im Gegensatz

[1]) ἄμνιος = ἀμνός bedeutet Schaf und ἀμνεῖος was vom Schaf kommt. Die Anatomen des Altertums haben ihre Untersuchungen über den Fötus wohl an trächtigen Schafen angestellt.

hierzu die Anamnien. Das Amnion besteht überall aus Ektoderm und Mesoderm und geht von der Parietalzone des Embryo aus. Aus dieser Zone erheben sich Falten, welche nach der Stelle, an der sie auftauchen, als Kopffalte oder Schwanzfalte bezeichnet werden (Figg. 86, 87 u. 88). Jene, welche an den beiden Längsseiten des Embryo entstehen, heissen die Seitenfalten. Ein Schnitt durch die Mitte des Amnion und des Körpers, dort wo der Mitteldarm noch eine offene Rinne darstellt, zeigt die Seitenfalten, welche von der Parietalzone des Embryo sich erheben, um in der dorsalen Mittellinie sich zu begegnen (Fig. 88). Zwischen den Blättern jeder Falte findet sich ein mit Flüssigkeit gefüllter Raum, der sich zwischen die Mesodermplatten bis in das Cölom erstreckt und erst in der Nähe der Chorda und des Medullarrohres endigt. Die verschiedenen Falten wachsen sich von allen Seiten entgegen,

Kopffalte, Schwanzfalte.

Fig. 86.
Die Amnionfalten an dem Vogelei, schematisch, einen Längsschnitt durch den Embryo samt dem Dotter darstellend.

bis sie sich endlich über dem Rücken des Embryo zu einem Sack schliessen. Die sich begegnenden Ränder verwachsen mit einander. Kurz vorher besteht eine Öffnung, durch welche der Rücken des Embryo noch freiliegt. Eine solche Öffnung nennt man Amnionsnabel. Die so entstandene Höhle wird mit Schafwasser (Amnionsflüssigkeit) erfüllt. Der Embryo liegt nunmehr in einer von dem Amnionssack gebildeten und mit Serum gefüllten Höhle, welche die Amnionshöhle heisst. Fig. 90 von einem Vogel, Fig. 91 von einem Menschen.

Der amniotische Sack ist nach seiner Entstehung doppelt, es liegen zwei membranöse Hüllen übereinander, wie ein Blick auf die Figg. 86 u. 88 verstehen lässt. Jede Hülle besteht aus Ektoderm und Mesoderm allein in umgekehrter Ordnung: die dem Embryo aufliegende Hülle hat nämlich innen Ektoderm und aussen Mesoderm, sie ist aus dem einen Schenkel der Amnionsfalte hervorgegangen; die andere hat dagegen aussen Ektoderm und innen Mesoderm, denn sie ist aus dem äussern Schenkel der Amnionsfalte hervorgegangen. Ursprünglich befand sich in der

Amnionsfalte nur eine einzige Schichte von Mesoderm, allein später ändert sich dieses Verhalten dadurch, dass bei der Trennung der Amnionsfalten in zwei an jeder Ektodermlage eine Schichte von Mesodermzellen zurückbleibt. Hat sich die Trennung der beiden Säcke vollzogen, dann behält der innere ausschliesslich die Bezeichnung Amnion, der äussere wird seröses Blatt oder Serosa genannt. Die Amnionhöhle ist anfangs klein und enthält wenig Fruchtwasser, die Amnionshaut liegt also dem Embryo dicht an. Bis zu 10 mm Länge sind menschliche Em-

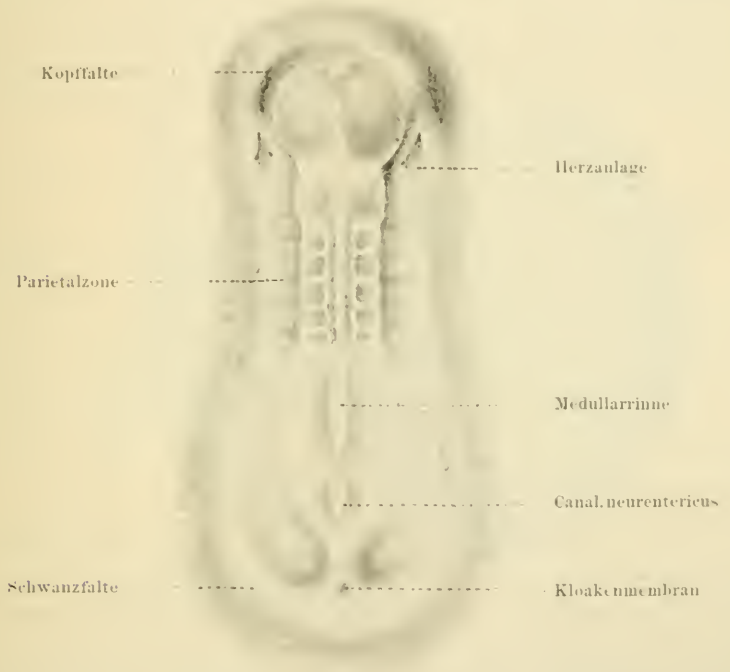


Fig. 87.
Kaninchenembryo mit $4^1/_2$ Urwirbeln, von dem Rücken gesehen. 15 mal vergr.

bryonen vom Amnion knapp umhüllt, dann erst hebt es sich etwas vom Körper ab. Bei Embryonen von 11—15 mm beträgt die Entfernung 1—3 mm. Erst wenn der Fötus eine Länge von ungefähr $2^1/_2$ cm erreicht hat, wird der Amnionsack weiter und die Menge des Fruchtwassers nimmt zu.

Weite schlaffe Amnionssäcke bei menschlichen Embryonen unter 10 mm Kopf—Steisslänge sind ein Zeichen krankhafter Vorgänge. Der Amnionssack ist anfangs an dem Bauch des Embryo mit der Haut in Verbindung (Fig. 89). Diese Stelle des Zusammenhanges heisst der Hautnabel, später setzt sich aber das Amnion auf den Nabelstrang

Nabelscheide.

fort und bildet die Nabelscheide oder Amnionscheide. Bei den Säugetieren und dem Menschen werden die eben erwähnten Eihüllen sehr früh vollendet, bei dem menschlichen Embryo schon um den 12.—15. Tag. Der kleine Leib von nur 2 mm Länge ist bereits vollständig eingeschlossen. Der Prozess wickelt sich also auch bei dem Menschen so schnell ab wie bei einigen unserer Haustiere, sodass weder Kopf-, noch Schwanz-, noch Seitenfalten des Amnion unterschieden werden können. Beobachtungen über die ersten Anfänge vom Menschenei fehlen hierüber noch. In dem Amnion des Menschen fehlen Gefässe.

Mikroskopischer Bau des Amnion bei dem Menschen. Das Amnion besitzt unmittelbar nach seiner Entstehung eine Schichte von platten Ektodermzellen. Das reife Amnion trägt dagegen fast überall ein schön ausgebildetes Cylinderepithel von 37—43 μ Höhe.

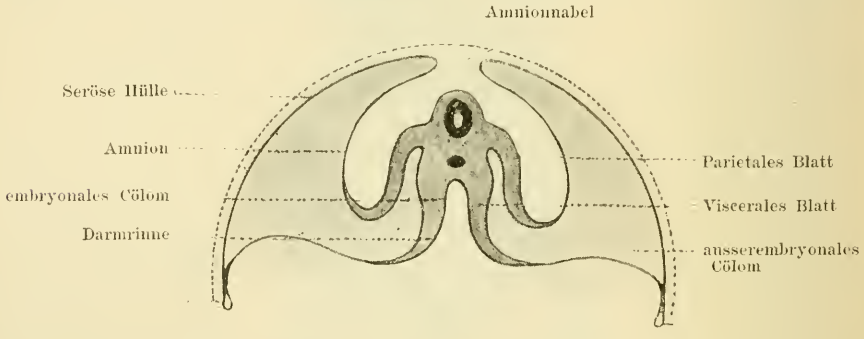


Fig. 88.
Querschnitt durch ein Vogelei am 3. Tag der Bebrütung; schematisch.

Nur in der Gegend des freien Eipoles, sowie stellenweise an der Placenta findet man noch niederes Pflasterepithel[1]). Nach aussen von dem Epithel liegt embryonales Bindegewebe mit feinen Fasern und spindelförmigen, verästelten Zellen; es geht in die Whartonsche Sulze des Nabelstranges über. Auf der Amnionscheide der Nabelschnur finden sich oft kleine epitheliale Wucherungen, die gewöhnlich flache Prominenzen darstellen, bisweilen jedoch eine deutlich papilläre Form annehmen. Dieselben entsprechen den sog. Karunkeln oder Amnionzotten, die bei Tieren schon längst bekannt sind.

Beim Meerschweinchen ist das Amnion vom ersten Auftreten an (vor der Bildung des Mesoderm) geschlossen; auch die jüngsten vom Menschen bekannt gewordenen Embryonen zeigen bereits ein geschlossenes Amnion. Beim Schwein mit zwei Ursegmenten ist Kopf- und Schwanzkappe in erster Anlage. Die erste Anlage geschieht also zum Teil schon vor dem Auftreten irgend eines anderen Organes, wobei nicht unbedeutende Unterschiede

[1]) Hotz, A., Berner Diss. 1878. — Winkler, Jenaische Zeitschr. Bd. 4. S. 535. 1868. — Ahlfeld, Arch. f. Gynäk. Bd. 6. S. 358.

im zeitlichen Auftreten des Amnion zwischen verwandten Ordnungen zu verzeichnen sind, wie Meerschweinchen und Kaninchen. Bei Reptilien tritt es ebenfalls früh auf, wenn auch später als bei Säugern; wesentlich später tritt das Amnion bei den dotterreichen Eiern der Vögel auf. Im Stamme der Säuger zeigt sich, dass die Amnionbildung bei denjenigen Species am frühesten eintritt, die sich in sehr jungen Stadien im Uterus festsetzen und früh von der Decidua umwachsen werden (Meerschweinchen, Mensch). Bei dem Opossum findet die Umwachsung auch sehr schnell statt (nach vier Tagen). Keibel, Morph. Arbeiten, Bd. V. 1895.

Proamnion heisst eine mesodermfreie Stelle in der Keimscheibe vieler Amnioten vor dem Kopfende des Embryo. Mit der Krümmung desselben Proamnion.

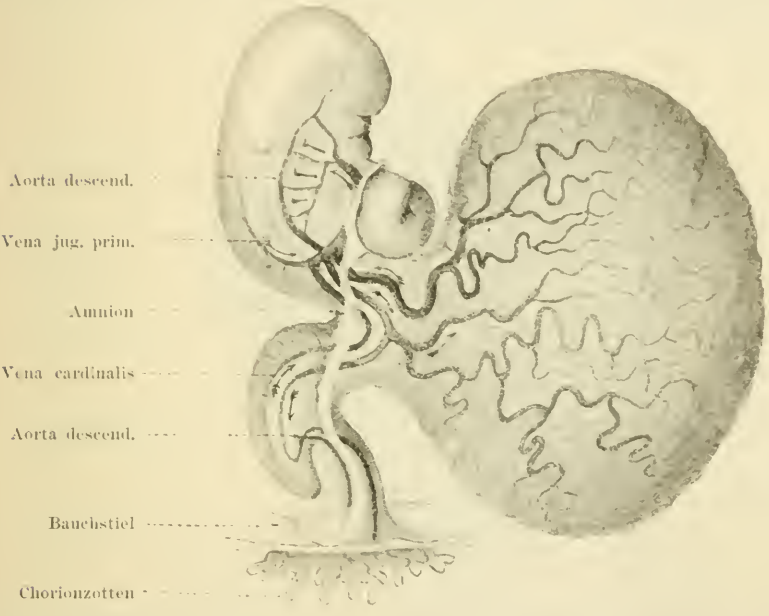


Fig. 89.
Menschlicher Embryo von 3,2 mm Länge, Alter von etwa 14 Tagen, mit Dottersack. Nach His.

kommt diese mesodermfreie Stelle ventralwärts. Von der Ventralseite gesehen hat es dann den Anschein, als dränge der Kopf durch ein Loch der Keimscheibe. Erst spät verschwindet dieses Proamnion, indem das Mesoderm auch diesen Teil des Amnion erfüllt. Beim Menschen und Affen hat man es noch nicht finden können, auch nicht beim Schaf und dem Meerschweinchen. Siehe hierüber Ravn (Arch. f. Anat. 1895).

1. Fruchtwasser. Liquor amnii.

Der Embryo schwimmt in dem Fruchtwasser, wie später der Fötus. Er kann Lage- und Stellungswechsel vollziehen, da weitaus der grösste Teil seines Gewichtes von dem Fruchtwasser getragen wird. Beträgt z. B. das spezifische Gewicht eines Fötus 1,042, so ist dasjenige des Fruchtwassers 1,003. Es bleibt also ein kleines Plus für den Fötus.

wodurch er jeweilen nach dem tiefsten Punkt zu Boden sinkt. Die Quantität des Fruchtwassers schwankt zwischen $^1/_2$—$^3/_4$ Liter. In den letzten vier Wochen der Schwangerschaft nimmt die Menge um 200 bis 250 Gramm ab (Fehling Arch. f. Gynäk., Bd. 14, S. 221). In diesem schwach alkalisch reagierenden hellen Serum finden sich abgestossene Epidermisschuppen und Wollhaare des Fötus. In seltenen Fällen ist das Fruchtwasser missfarbig und stinkend bei völlig gesundem Fötus. Viele Geburtshelfer nehmen an, dass der Fötus das Fruchtwasser trinke und sich damit teilweise ernähre; sicherlich nimmt er etwas davon in sich auf, denn man findet in seinem Magen eben diese Wollhaare und Epidermisschuppen. — Bei der Geburt fliesst nach dem Blasensprung.

Blasensprung.

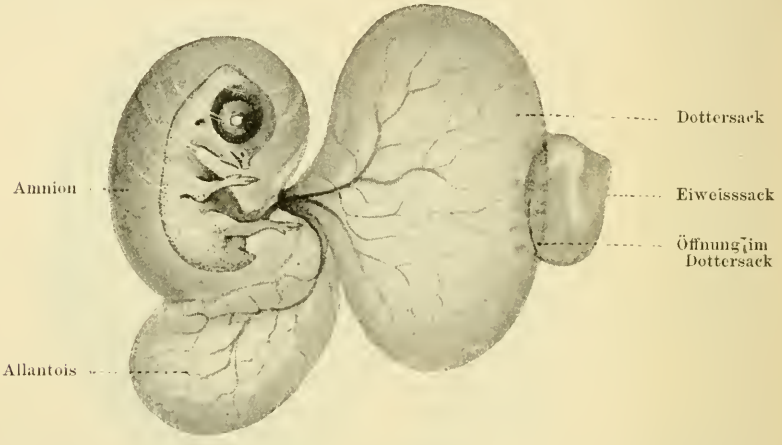


Fig. 90.
Hühnchen mit den drei Fötalanhängen der Amnioten.

sprung“ (so nennt man das Platzen der durch die Zusammenziehungen des Uterus gespannten Eihäute) das Fruchtwasser zuerst ab und dann erst folgt die Frucht. Die Entwickelung der Frucht und der Fruchtwassermenge stehen in keinem nachweisbaren Zusammenhang, ebensowenig das Geschlecht.

Übermässige Anhäufung von Fruchtwasser in der Amnionhöhle heisst Hydramnion. Zu geringe Menge des Fruchtwassers führt zu Faltenbildungen und abnormen Verbindungen zwischen dem Amnion und dem Embryo. Mitunter entstehen derbe Bänder (Simonartsche Bänder), welche Spaltbildungen an den Lidern, den Lippen oder tiefe Narben, ja sogar „Selbstamputationen“ von Fingern oder ganzen Extremitäten zur Folge haben können (Simonart, Arch. Med. Belg. 1846, S. 119). Es sollen auch Exencephalie, Ektromelie, veränderte Stellung der Glieder und der Wirbelsäule daraus entstehen können. Solchen Narben liegt wohl noch eine andere Erscheinung zu Grunde. Es treten bisweilen, in der frühesten Zeit, Stränge von mesodermalem Gewebe auf, die sich durch die Amnionshöhle spannen. Ihre weitere Ausbildung wird ebenfalls Spaltbildung und Selbstamputation hervorbringen können.

2. Serosa (v. Baer). Seröse Hülle, auch Endochorion, falsches Amnion genannt.

Die äussere Lage des doppelt gewordenen amniotischen Sackes heisst Serosa. Sie und das echte Amnion liegen anfangs dicht aneinander, später weichen sie auseinander und werden durch die „periamniotische" Flüssigkeit getrennt, wobei die Serosa das Chorion erreicht und sich mit ihm verbindet und verwächst. Der Abstand des Amnion von der Serosa vermindert sich jedoch schon sehr bald; schon in der Mitte der Schwangerschaft ist der frühere Raum zwischen beiden verschwunden, und das Amnion liegt dann der Serosa und damit dem Chorion dicht an. Die periamniotische Flüssigkeit, wie der entsprechende Raum (ausserembryonales Cölom) besitzen also bei dem Menschen nur

Fig. 91.
Menschlicher Embryo von 7.5 mm Nackenlänge mit Chorion, Amnion, Nabelbläschen und Nabelschnur. 4 mal vergr. Das Chorion ist weit geöffnet.

kurze (fünfmonatliche) Dauer. Während der ersten Entwickelungsstufen des Embryo, auf denen die Leibeshöhle noch nicht geschlossen ist, hängt der Raum zwischen Amnion und seröser Hülle mit der Leibeshöhle (dem embryonalen Cölom) direkt zusammen. Das Cölom setzt sich zwischen Amnion und seröse Hülle fort (Fig. 93). Das Cölom hat demnach zwei Abteilungen während dieser Entwickelungsstufe, die eine zwischen dem parietalen und visceralen Mesoderm: embryonales Cölom genannt (im Leib des Embryo), die andere Abteilung zwischen Amnion und seröser Hülle: ausserembryonales Cölom[1]). Beide hängen längs der ventralen Seite des Embryo in einem Längsspalt zusammen. Das

[1]) Blastodermhöhle, v. Kölliker.

ausserembryonale Cölom dehnt sich allmählich über den ganzen Dottersack aus, weil sich mit dem Wachstum des Embryo auch Amnion und seröse Hülle vergrössern. Siehe die schematischen Figg. 88 u. 93. Der Zusammenhang hört mit dem Schluss des Leibes- und Darmnabels, also um die Zeit der vierten Woche auf.

Veränderungen in dem ausserembryonalen Cölom müssen auf das embryonale Cölom und damit auf die Körperform des Embryo von Einfluss werden können. Doch ist hierüber noch nichts bekannt. Bei den Vögeln ist das Amnion blutgefässreich und kontraktil. Ein Teil der Mesodermelemente wandelt sich in Blutgefässe um, ein anderer in kontraktile Fasern. Am fünften Tage treten bei dem Hühnchen Erscheinungen der Kontraktilität auf in Form von rhythmischen Bewegungen (v. Baer), am geöffneten Ei sehr gut zu beobachten. Der Embryo wird dadurch in schaukelnde Bewegungen versetzt. Mit dem von Preyer konstruierten Ooskop lassen sich diese Bewegungen auch an unverletzten Eiern beobachten. Das Amnion macht in der Minute etwa zehn Zusammenziehungen, wobei der Embryo von einem Ende der Blase zu dem anderen getrieben wird. Ob Kontraktilität bei allen Amnioten vorkommt und Hin- und Herschaukeln des menschlichen Embryo, ist nicht bekannt. Vom fünften Monat angefangen kennt man übrigens seine energischen Bewegungen innerhalb des Fruchtwassers.

Kontraktilität.

Die erste Anlage des Amnion zeigt bei den Säugern viele Varianten. So kann die Kopffalte anfangs aus Ektoderm und Entoderm bestehen, während das Mesoderm fehlt. Dieses „Proamnion" geht wieder zurück, um einer neuen Kopffalte aus Ektoderm und Mesoderm Platz zu machen. Etwas Verwandtes kommt schon bei den Reptilien vor.

Selenka, Studien. Wiesbaden 1886. S. 130, findet noch weitere Varianten. — Über Proamnion siehe Strahl, Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abt. S. 12 u. 19. 1883. — Hoffmann, C. K., Zeitschr. f. wiss. Zool. S. 237. 1884. — Beneden, E. v. und Julin, Arch. de Biol. Bd. 5. S. 374. 1884.

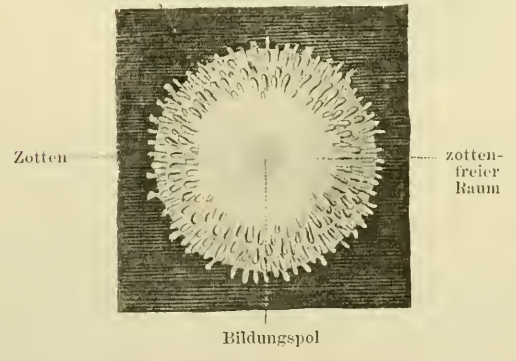


Fig. 92.
Menschliches Ei von 10—12 Tagen, auf dunklem Hintergrund. Nach Reichert. 5 mal vergr.

3. Entstehung des Amnion.

Eine befriedigende Erklärung der Entstehung des Amnion stösst auf die grössten Schwierigkeiten. Die mechanistische Senkungstheorie wird mehr und mehr verlassen. Nach ihr sollte der Embryo im Beginn der Entwickelung durch seine eigene Schwere in den Dottersack einsinken, worauf sich die Falten von selbst erheben und einander entgegenwachsen würden. Aber kein Amniote hat in den ersten Tagen des Werdens ein nennenswertes Gewicht. Nach einer anderen Theorie soll es sich bei den Ur-

säugern als eine geschlossene Blase von der äussersten Zellschichte des Keimlings abspalten (Hubrecht). Die ersten Spuren eines Amnion sollen schon bei den Amphibien auftauchen (Semon). Diese letztere Mitteilung eröffnet eine phylogenetische Perspektive.

II. Chorion.

Chorion[1]) heisst die mit Zotten, Villi, besetzte Haut des Eies der Säuger und des Menschen. Es entsteht früher als das Amnion und nimmt direkt von der Keimblase aus seine Entstehung. Schon bei sehr jungen Keimblasen von 6 mm Grösse besteht ein wohlentwickeltes und zottenreiches Chorion. Die Zotten sind bei dem Menschen entweder über die ganze Oberfläche des Eies verbreitet oder nur über den Äquator,

Fig. 93.
Eihüllen der mit einem Chorion versehenen Säugetiere. Schematisch nach Turner.

wobei die entgegengesetzten Eipole frei bleiben. (Fig. 92). Die Zotten sind zunächst cylindrische Erhebungen von 1 mm Länge, bisweilen mit seitlichen Ästen besetzt. Sie bestehen aus zwei Schichten, aus einer oberflächlichen Zelllage, Epithelmantel, welcher von dem primären Ektoderm herrührt, und einer inneren cylindrischen Masse von embryonalem Gewebe. An der schematischen Fig. 93 ist die Schichte des Chorion mit seinen Zotten erkennbar. Allein diese Abbildung stellt eine schon etwas vorgeschrittene Entwickelungsstufe dar, bei der die seröse Hülle der Innenfläche des Chorion bereits angelagert ist. Die Zotten besitzen zwei dünne Lagen von Epithelien. Die eine, nach dem Fötus zu gelegene, besteht aus scharf von einander getrennten kubischen Zellen

[1]) Stammt von *χόριον* und bedeutet Haut, lateinisch corium.

Fötales Ektoderm.

(Fig. 94). fötales Ektoderm, die andere, nach dem Uterus zu gelegen, heisst Syncytium, weil es eine Lage von Protoplasma darstellt, ohne nachweisbare Zellgrenzen, reich an stark dunkel gefärbten Kernen. Dieses Syncytium stellt das mütterliche Gewebe dar, das, von dem Uterusepithel abstammend, die Zotten bedeckt (Langhans). Mit der Vergrösserung der Frucht gewinnt der Zottenbesatz eine reiche Entfaltung. Die Zotten werden verzweigt, bilden verästelte Zottenbäumchen, wodurch das ganze Chorion das Aussehen eines dichten Fliesses erhält. Durch den Stiel der Zotte ziehen dann Blutgefässe, die mit Kapillaren bis in die feinen Zottenzweige vordringen. In jede Zotte tritt ein Ästchen der Arteria umbilicalis und kommt ein solches der Vena umbilicalis heraus. Das Gefässsystem gehört dem Embryo an und ist vollkommen geschlossen (Fig. 95). Im weiteren Verlaufe bildet sich ein Teil der Zotten zurück, es tritt eine regressive Metamorphose ein, welche bald grosse Strecken ergreift. Die Zotten werden kleiner, erscheinen schliesslich nur mehr als unbedeutende Höckerchen und das Chorion ist in weitem Umfang wieder glatt geworden: daher Chorion laeve[1]). Auf jenem Gebiet, auf welchem die Frucht der Uteruswand anliegt, geht dagegen der Sprossungsprozess der Zotten fast ins ungemessene fort, und bildet dort eine dicke Schichte: Chorion frondosum (Fig. 96). Diese Zotten verbinden sich in einer näher zu beschreibenden Weise mit der Schleimhaut des Uterus. Aus diesem Ineinanderwachsem von Uterusschleimhaut und Chorionzotten entsteht die Placenta, ein Doppelorgan, aus fötalen und mütterlichen Teilen gebildet. Um die 16.—20. Woche sind die Zottenbäumchen des Chorion frondosum (Fig. 96) in die tiefen Buchten der

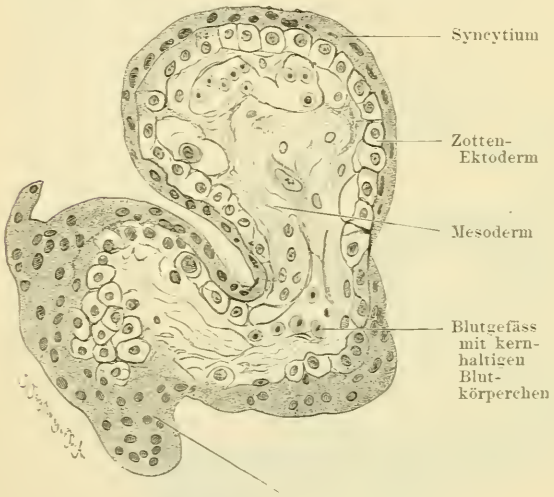


Fig. 94.
Chorionzotte aus der 4. Schwangerschaftswoche, 260 mal vergr. Aus Stöhrs Histologie.

Chorion laeve und frondosum.

[1]) Diese Reduktion der Zotten kann in seltenen Fällen sistieren, dann entstehen Dauerzotten. An Stelle eines scharf abgegrenzten, dicken, scheibenförmigen Kuchens findet sich eine dünne, aber flächenhaft sehr ausgedehnte Placenta, sog. Placenta membranacea.

Uterinschleimhaut versenkt, welche sich für die Aufnahme gebildet haben. Jetzt ist es noch möglich, die Masse der Zotten aus der Uterinschleimhaut herauszuziehen, freilich nicht ohne beträchtliche Verletzung der Schleimhaut, denn abgesehen von dem dichten Ineinandergreifen der beiden Gebilde bestehen noch besondere Vorrichtungen, welche das Loslösen erschweren, es sind dies die Epithelknospen, Wucherungen des Epithelmantels von Walzen und Keulenform, ohne Stroma aus Bindesubstanz, die entweder frei endigen oder von einer Zotte auf die andere übergehen. Ferner kommen hinzu die Haftwurzeln, ca. 1 mm dicke Ausläufer der Stämme der Chorionbäumchen, welche sich in die Uterinschleimhaut einsenken und mit ihr eine innige Verbindung eingehen. Umgekehrt senkt sich jedoch auch die Uterinschleimhaut zwischen die Zotten in die sog. intervillösen Räume, und bildet die Septa, welche am umfangreichsten zwischen den Cotyledonen sind, jedoch die Serosa nicht erreichen. Das Vorhandensein der Septa ist aus der Fig. 96 leicht ersichtlich.

Haftwurzeln.

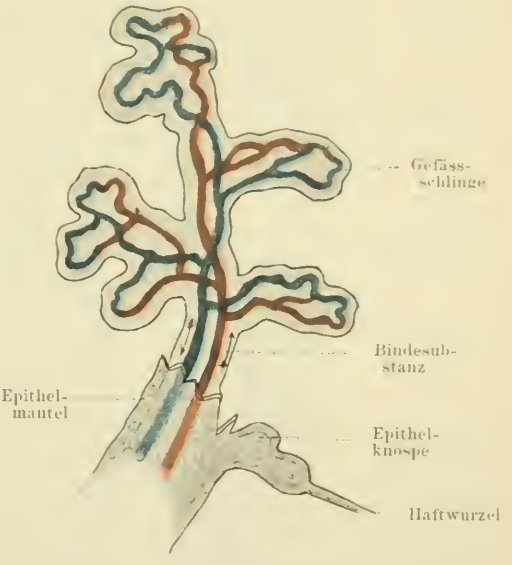


Fig. 95.
Chorionzotte aus der reifen Placenta, injiziert, stark vergr.

Die Kapillaren der Zotten messen in natürlicher Füllung 11—15 μ. Arterien und Venen der Zotten sind reichlich mit glatten Muskelfasern versehen. Die Zartheit der Zotten wie ihre grosse Zahl verhindern nach der 24.—26. Woche die vollkommene Isolierung, denn sie treten unter allen denkbaren Winkeln durch die Uterinschleimhaut hindurch, biegen um und verschlingen sich. Dieses Zottengewirr stellt eine grosse, resorbierende und secernierende Fläche dar. Ihre Gefässe nehmen aus der blutreichen Schleimhaut des Uterus ernährende Substanzen auf, die sie dem Fötus zuführen. Die Zotten sind ein Saugapparat, der Sauerstoff, Eiweiss und Salze zu dem Fötus bringt, aber sie sind auch exkretorisch wirksam, denn die Kohlensäure und die Zersetzungsprodukte des embryonalen Leibes werden aus ihm entfernt. So ist die Placenta also nicht bloss morphologisch ein Doppelorgan, sondern auch funktionell.

Grösse der menschlichen Früchte samt Chorion. Unter drei Wochen beträgt die Grösse der rundlichen Frucht einschliesslich der Zotten ca. 10 bis 15 mm. Bei Embryonen der vierten Woche, von 4—8 mm Länge, schwanken die Werte der Fruchtkapsel meist um 2 cm herum. Bei gut erhaltenen

Embryonen von 11—12 mm beträgt der Durchmesser des Chorion $2^1/_2$—3 cm. Nach der Grösse des Chorion geordnet lassen sich (His) ungefähr folgende Normen aufstellen:

Chorion unter 1.5 cm		Embryo zwischen	2—4 mm,
„ von $1^1/_2$—3 cm,		„ „	4—10 „
„ „ $2^1/_2$—4 „		„ „	10—15 „
„ „ $3^1/_2$—5 „		„ „	15—20 „
„ „ 4—6 „		„ „	20—25 „

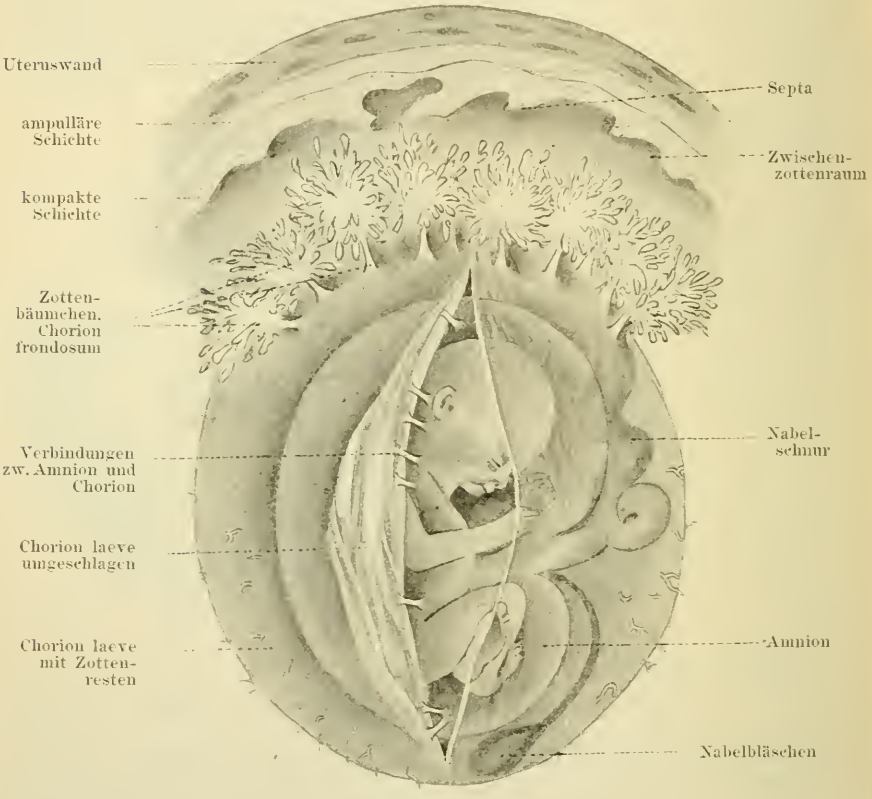


Fig. 96.

Menschlicher Fötus. Ende des 3. Monats, umhüllt von Amnion und Chorion. Letzteres in der Mitte durch einen Längsschnitt geöffnet und umgeschlagen.

Die Entstehung des Chorion hat folgende Vorgänge aufzuweisen: die erste, aus den Furchungszellen aufgebaute Schichte der Keimblase, die Deckschichte, das „Primitivchorion", besteht aus einer einzigen Zellenlage, welche bald kegelförmige Erhebungen zeigt. Es bildet die echten Chorionzotten aus. Sie heissen ektodermale Zotten; sie werden von dem primären Ektoderm abgeleitet. Zu dieser ektodermalen Schichte gesellt sich immer die seröse Hülle, welche von dem amniotischen Mesoderm (durch Spaltung) herrührt. Dieses

Mesoderm dringt in das Innere der unterdessen kegelförmig gewordenen ektodermalen Zotten hinein. Bei den Sauropsiden bleibt die Serosa auf der Stufe einer Schichte von amniotischem Mesoderm stehen, bedeckt von Ektoderm. Bei den Placentaliern bilden sich diese beiden Schichten zu einem mächtigen Organ aus, zu dem Chorion. Das Zottenepithel des menschlichen Chorion ist doppelt; die eine Schichte ist fötalen (ektodermalen) Ursprungs, die andere Schichte stammt von dem Uterusepithel. Das Doppelepithel ist aus physiologischen Gründen unerlässlich. Die beiden individuellen Wesen: das mütterliche und das fötale bedürfen nach den Regeln der Organisation einer epithelialen Grenzschichte. Bei Affen ist die doppelte Epithellage zweifellos.

Nicht alle Säuger entwickeln ein Zottenchorion. Es fehlt den Monotremen und den Beuteltieren; sie weisen nur eine glatte Ektodermhülle auf, welche teilweise von einer serösen Hülle ausgekleidet ist. Solche Tiere heissen Achoria. Ihren Jungen fehlt eine direkte Verbindung mit der Uterinschleimhaut und dadurch mit der Mutter; es besteht lediglich Kontakt. — Alle übrigen Säuger haben eine innige Verbindung mit der Uterinschleimhaut mittelst der Chorionzotten. Diese grossen Gruppen der Säuger heissen deshalb Choriata. Achoria. Choriata.

Heinz, Arch. f. Gynäk. 33. Bd 1888. — Langhans, Arch. f. Gynäk. Bd. 1; ferner Arch. f. Anat. 1877 und Festschr. für Henle. Bonn 1882. — Strahl, Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch. von Merkel und Bonnet. 1892. — Waldeyer, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35. 1890. — v. Weiss, Wien. klin. Wochenschr. Nr. 57. 1893. — Über das Verhalten bei unseren Haustieren siehe die Lehrbücher über Anatomie der Haustiere.

III. Der Dottersack, Vesicula omphalomesenterica[1]).

Dottersack heisst der Rest der ursprünglichen Keimblase, soweit sie nicht von dem Fruchthof besetzt war. Der Fruchthof hat sich zu dem Leib des Embryo umgewandelt, der übrige von der Keimhaut umwachsene Dotter wird von dem Dottersack umschlossen. Er ist der frühest entstandene, temporäe Fötalanhang des jungen Wirbeltieres.

Bei dem Menschen und den Säugern ist der Dottersack klein, bei Tieren mit grossem Dotter (Sauropsiden, Selachier) erreicht er einen ansehnlichen Umfang. Anfangs erscheint der Embryo wie ein Anhang des Dottersackes, später kehrt sich das Verhältnis um, und der Dottersack hängt als Beutel aus dem Bauch des Embryo hervor. Der Sack ist mit dem Darmrohr in offenem Zusammenhang, anfangs weit, auf dem ganzen Gebiet des Mitteldarms (s. die schematische Fig. 97, dann 98 und 99). Mit zunehmender Selbständigkeit des Embryo wird die Verbindung immer enger und bildet einen langen Gang, den Dottergang. Schliesslich bleibt der Sack nur noch durch einen schmalen Gang mit dem Darm-

[1]) ὀμφαλός, Nabel, es sollte also im Deutschen: Nabelbläschen als Titel stehen oder Vesicula vitellina, weil Dotter vitellus heisst, allein das Herkommen spricht gegen solche Änderung.

rohr in Verbindung, der endlich in die unterdessen entstandene Nabelschnur eingeschlossen wird. Mit dem Schluss des Mitteldarms geht der Dottergang von der durch den Nabel hervortretenden Darmschleife ab. Dieser Teil des Ganges wird in der Regel resorbiert. Bei Embryonen von ca. 13 mm Länge finden sich nur noch Reste des Dotterganges (Epithelrohr) im Nabelstrang. Dennoch bleibt (von der 6. Woche an) eine wichtige Kontinuität zwischen Embryo und Dottersack durch die Dottersackgefässe, die Vasa omphalo-mesenterica, bestehen. Mit dem Auftreten des Dotterganges und seiner Verlängerung rückt der Sack in einige Entfernung von dem Embryo und erhält nunmehr die Bezeichnung Nabelbläschen, Vesicula umbilicalis (Fig. 100).

Das Nabelbläschen bleibt bis zur Geburt erhalten und ist in der Nähe der Insertion der Nabelschnur in die Placenta zu finden. Die geringe Grösse

Fig. 97.
Dottersack und seine Beziehung zu dem Embryo. Schematisch.

(3—10 mm) und die mattweisse Farbe haben es lange der Beobachtung entzogen. (S. B. Schultze, Das Nabelbläschen. Mit 10 Tafeln, Leipzig 1860.) Der Dottergang wird oft nicht vollkommen gebildet, der ursprüngliche Zustand der Darmrinne wird bewahrt (Fig. 99), die in diesem Bezirk vorhandene Darmwand wird dann nach aussen vorgestülpt (Exstrophie, Omphalocele). Solche Darmspalten befinden sich in dem unteren Teil des Ileum an derjenigen Stelle, die am längsten offen bleibt (v. Recklingshausen, Die Spina bifida. Berlin 1886). Bisweilen bleibt der intraabdominale Abschnitt des Dotterganges erhalten, vergrössert sich und bildet eine Fortsetzung des Darmrohres, die am Nabel endigt, sogenanntes Meckelsches Divertikel. Viele zum Teil recht heterogene Befunde der Bauchhöhle und des Nabels sind auf entwickelungsgeschichtliche Störungen im Bereich des Dotterganges zurückgeführt worden (Nabelfisteln, Inversionen, Enterokystome. M. Roth, Virchows Arch., Bd. 86, S. 383).

Bei den Vögeln, Schildkröten, Schlangen und Eidechsen wandert gegen das Ende des Fruchtlebens der Dottersack mit seinem Inhalt durch die Nabelöffnung in die Rumpfhöhle. Es kann also das Junge auch noch einige Zeit nach dem Verlassen des Eies von seinem Dotter zehren. — Bei Beutlern (Känguruh und Opossum, dem Pferd, bei Nagern) bildet der Dottersack an einer Stelle ein scheibenförmiges Organ aus, das sich an die Schleimhaut

des Uterus anlegt. Die Gefässe des Dottersackes übernehmen die Zufuhr der Nahrungssubstanzen und entwickeln zu diesem Zweck kurze gefässhaltige Zotten (Osborn, Journ. Quart. 1883, S. 173. Bonnet, Grundriss d. Entwickelungsgeschichte. Berlin 1891). Dieses Organ wird als Dottersackplacenta bezeichnet. Kommt auch bei anderen Klassen vor.

In der Wand des Dottersackes entwickelt sich ein vollständiger Kreislauf aus zuführenden Dottersackarterien: Arteriae omphalomesentericae, aus rückführenden Dottersackvenen: Venae omphalomesentericae und einem weitmaschigen Kapillarnetz. Die Arterien sind Seitenäste der Aortae descendentes, die Venen gehen in das Herz über. Dotter Kreislauf.

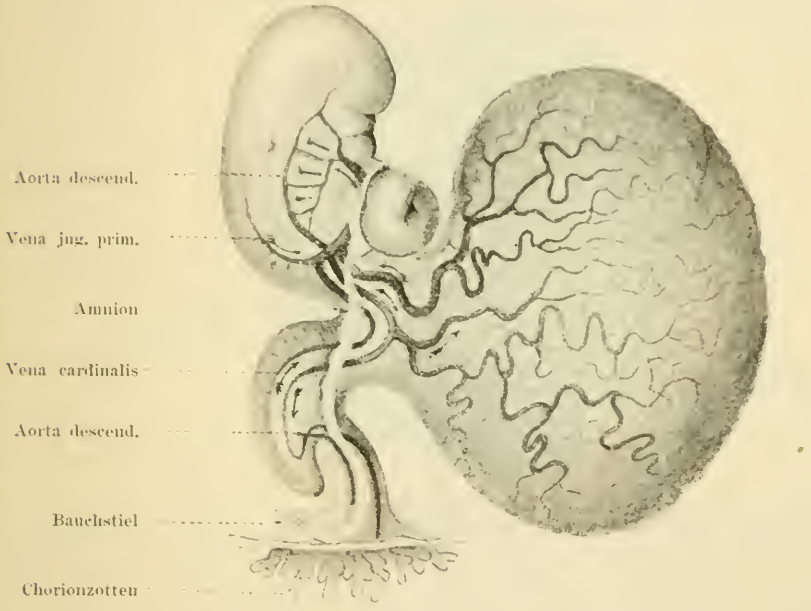


Fig. 98.
Menschlicher Embryo von 3,2 mm Länge, Alter von etwa 14 Tagen, mit Dottersack. Nach His.

Der Dotterkreislauf des Menschen, wie er in Fig. 98 abgebildet ist, ist nur mit dem sekundären Dotterkreislauf des Vogels vergleichbar. Die Venen führen das in dem Dottersack vorhandene Nährmaterial dem Embryo zu. Der Inhalt des Dottersackes geht bei keinem Vertebraten direkt in das Blut über, sondern erst nach der Resorption, auf dem Weg durch die Gefässe. Die Entodermzellen des Dottersackes lösen zu diesem Zweck die Bestandteile des Dotters auf. Das Dottersackentoderm verdaut, das ist von vielen Tieren nachgewiesen. Es sollen sogar drüsenartige Krypten bei dem Menschen vorkommen (Spee). Bei den Säugern ist hierüber nichts bekannt. Gleichwohl scheint die Nabelblase noch eine grosse Bedeutung zu haben, weil sie selbst nach der Herstellung des Placentarkreislaufes, bei dem Menschen wie bei den Säugern, noch wächst

und prall mit seröser Flüssigkeit gefüllt ist und weil ihre Verkümmerung bei dem Menschen stets die Existenz des Embryo gefährdet.

Dotterkugeln.

Im Dottersack von Kaninchenembryonen begegnet man zahlreichen geformten Elementen. Auch der menschliche Dottersack enthält „Dottersackkugeln“. Ihre Beschaffenheit stimmt in wesentlichen Teilen mit Elementen des gelben Dotters von Vögeln überein. Bei menschlichen Embryonen von 7 mm Länge hat der Dottersack eine Länge von 5 mm und eine Breite von 3 mm. Sein Bau besteht aus einem mesodermalen äusseren Lager, einer direkten Fortsetzung des visceralen Blattes des Mesoderm, das sich später vaskularisiert, und einem innern Überzug, der Fortsetzung des Darmentoderm, das als Dottersackento-

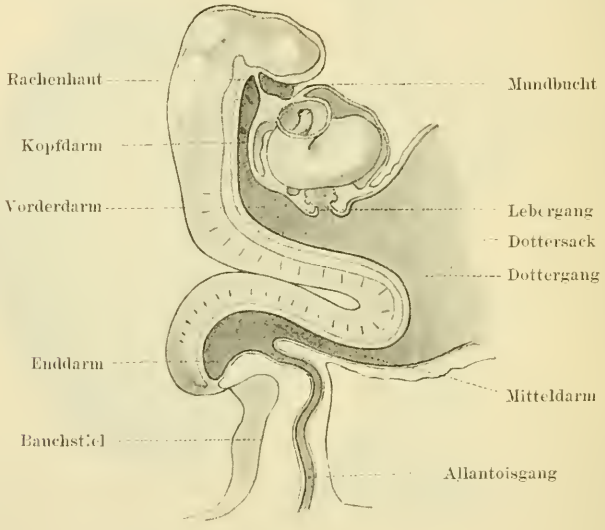


Fig. 99.
Menschlicher Embryo, 2,15 mm lang, 12 Tage alt, 32 mal vergr. Rekonstruktion. Nach His.

derm bezeichnet wird. An der Oberfläche des Dottersackes bildet sich nach und nach ein Lager platter Zellen aus, das mit jenen des Cölom übereinstimmt. Eine ektodermale Schichte von Zellen besitzt nur die Keimblase und das Amnion, niemals der Dottersack bei dem Menschen. Die Oberfläche des Dottersackes ist nicht glatt, sondern mit kleinen warzigen Erhebungen bedeckt, vielleicht eine atavistische Andeutung an die Dottersackplacenta niederer Säuger (Beutler). Die Erhebungen können in krankhaften Fällen zottenartig verlängert werden. Innerhalb der Pleuroperitonealhöhle tauchen an dem Dottergang des Vogels mesodermale Zotten auf. Sie liegen dicht an der Bildungsstätte der Leber und werden Leberwulst genannt. Ob sie nur mit dem Mesoderm des Dotterganges zusammenhängen oder auch mit anderem mesodermalen Gewebe, ist noch

eine Streitfrage. Bei den Sauropsiden sind (schon seit Dutrochet) Anhänge der inneren Wand des Dottersackes bekannt — sog. „Wandanhänge". Auch bei den Säugern sind sie unter dem Namen entodermale Zotten bekannt.

Das Nabelbläschen liegt zwischen Amnion und seröser Hülle (Fig. 100). Der Dottergang hebt bei seinem Abgang vom Nabelstrang das Amnion bisweilen zu einer Falte auf (Schultzesche Falte). Die Dottersackgefässe erscheinen um die Zeit der Geburt nur mehr als weisse Fäden. Meist persistiert die Vene, am häufigsten bei Missbildungen.

Fig. 100.

Menschlicher Embryo von 7.5 mm Nackenlänge mit Chorion, Amnion, Nabelbläschen und Nabelschnur. 4 mal vergr. Das Chorion ist weit geöffnet.

Osborn, Journ. Quart. 1883. — Rauber, Zool. Anz. 1880. — Virchow, Hans Zeitschr. f. wiss. Zool. Suppl. Bd. 53. 1892. — Dutrochet, Mém. Soc. méd. d'émulation. Tom 8. Paris 1816.

IV. Allantois, Urharnsack.

Es giebt zwei Allantoisformen bei den Säugern, die gesondert betrachtet werden müssen, obwohl sie nahe verwandt sind:

a) Die bläschenförmige Allantois[1]).

Neben der Nabelblase entsteht um dieselbe Zeit die, für die Entwickelung des Embryo und seine Verbindung mit der Gebärmutter, bedeutungsvolle Allantois. Sie ist ein Divertikel des Enddarms, ihre Wan-

[1]) Der zuerst von Galen gebrauchte Name stammt von ἀλλᾶς, genannt ἀλλάντος, die Wurst. Bei manchen Tieren (z. B. Schafen) hat die Allantois eine Wurstform.

dungen sind also die nämlichen: Entoderm und Mesoderm. Bei den Sauropsiden und vielen Säugern hat sie die Form eines Bläschens, das aus dem hinteren Leibesende hervorragt. Im weiterentwickelten Zustand ist sie ein ansehnliches Organ, dessen blindes Ende zwischen der Amnionblase und der serösen Hülle, also in dem ausserembryonalen Teil der Leibeshöhle sich befindet. Dort dehnt sich die Allantois mehr und mehr aus (Fig. 101), den Embryo oft vollkommen umhüllend. Auf dieser Stufe sind folgende Abschnitte zu unterscheiden:

1. der blasig vergrösserte, mit „Urharn" gefüllte Allantois*sack*;
2. der zu dem Körperende führende Gang, Allantois*gang* (Fig. 102), auch Nabelgang, Ductus umbilicalis genannt;

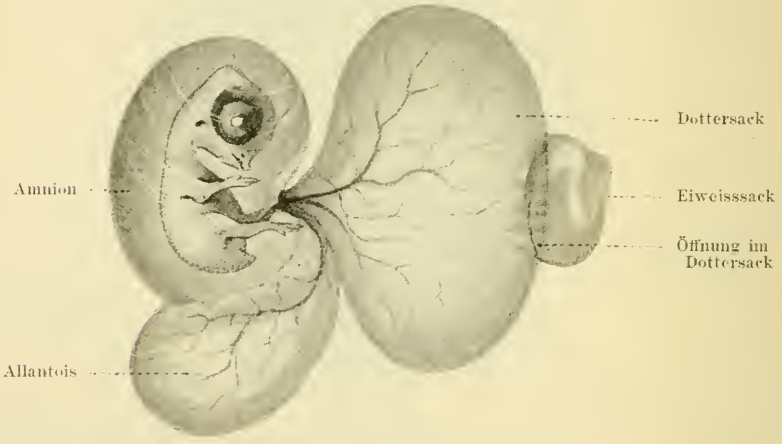


Fig. 101.
Embryonalanhänge eines Vogels.

3. der in das Beckenende des Embryo *eingeschlossene* und mit dem Beckendarm zusammenhängende Teil des Ganges, der *Urachus*[1]);
4. die Allantoisgefässe, Arteriae hypogastricae[2]) genannt, Fortsetzungen der Aorta, zwei Nabelvenen, Venae umbilicales nebst einem reichen Kapillarnetz.

Diese Allantois ist während der Embryonalperiode bei den Vögeln und Reptilien das Organ für die Respiration, ein Athmungsapparat, der direkt an die Luftkammer des Eies heranreicht. Die Allantois besitzt einen vollständigen Kreislauf des Blutes. Die Arterien des Beckens bringen Blut aus dem Embryo an die Luftkammer, durch die Kapillaren und Venen kehrt es zurück zu dem Herzen. Es ist dies der *Allantois*-

[1]) *ὄυρον* (griech.) Harn, *χέω*, giesse. — [2]) Sie werden später die Arteriae umbilicales.

kreislauf. Bei den Sauropsiden dauert er während des ganzen embryonalen Lebens. Allantois-Kreislauf.

Der Bau dieses Fötalanhanges ist bei vielen Säugerabteilungen in homologer Weise entwickelt, ebenfalls eine Fortsetzung des Darmrohres, mit denselben Eigenschaften, aber er spielt sowohl während des Fötallebens als während des späteren Lebens eine wichtigere Rolle. Aus dem in der Leibeshöhle verborgenen Abschnitt des Allantoisganges entsteht

1. die Harnblase;
2. der an die Harnblase anstossende Teil des Sinus urogenitalis;
3. das Ligamentum vesicale medium, von der Spitze der Harnblase bis zum Nabel hinaufreichend, Urachus genannt;
4. die Arterien des Allantoiskreislaufes, sie liefern die Arteriae umbilicales und die Venen: Venae umbilicales. Nach der Geburt werden die Arterien in die seitlichen Bänder der Harnblase um-

Fig. 102.
Längsschnitt durch den Dotter eines Hühnereies, 7. Tag der Bebrütung. Schematisch.

geändert, während die eine Nabelvene an der Leber noch nachweisbar bleibt (die zweite Nabelvene bildet sich grösstenteils zurück).

Der ausserembryonale Teil der Allantois behält die respiratorische Funktion, die er bei den Sauropsiden hatte, unverändert fort, wird aber zugleich noch Ernährungsorgan. Von der Oberfläche des Allantoissackes erheben sich nämlich bei den Säugern Blutgefässschlingen, welche in die Chorionzotten eindringen. Von der blutgefässreichen Uterusschleimhaut umhüllt, sind dann alle Bedingungen eines Austausches zwischen Mutter und Jungem, durch Osmose, im reichsten Masse gegeben.

Die früheste Anlage der Allantois und ihre Stellung zu dem Enddarm ist die einer ventralliegenden Bucht, welche eine direkte Fortsetzung des Darmrohres darstellt. Fig. 103, das Beckenende eines Hühnchenembryo vom 3. Tage, zeigt das Epithelrohr des Darms von Mesoderm umgeben. Das Rohr läuft der dorsalen Seite entlang in einen Blindsack aus, der sich etwas ventral biegt: dies ist der bei Fischen,

Sauropsiden und Säugern und auch noch bei dem Menschen während des embryonalen Lebens sehr ansehnlich entwickelte Schwanzdarm
Caudaldarm. oder Caudaldarm. Er ist von dem gekrümmten Körperende umgeben, in welchem eben die Urwirbel des Hinterkörpers auftauchen. Vor dem Schwanzdarm liegt nun die früheste Anlage der Allantois in Form einer auf dem Längsschnitt eckigen Bucht, die auf dieser Stufe noch in weiter Verbindung mit dem Enddarm steht. Sie ist von Entoderm ausgekleidet und von Mesoderm umgeben, das proximal zu dem Allantoishöcker anschwillt. In diesen Höcker hinein dehnt sich die Allantoisbucht aus und erhält damit im ganzen Umfang eine Umhüllung von mesodermalem Gewebe. Hinten ist diese Bucht gleichfalls von einem Höcker begrenzt, dem Kloakenhöcker, an den unterhalb die Analbucht grenzt, an deren Ende der After entstehen wird. Die Wand der Allantois-

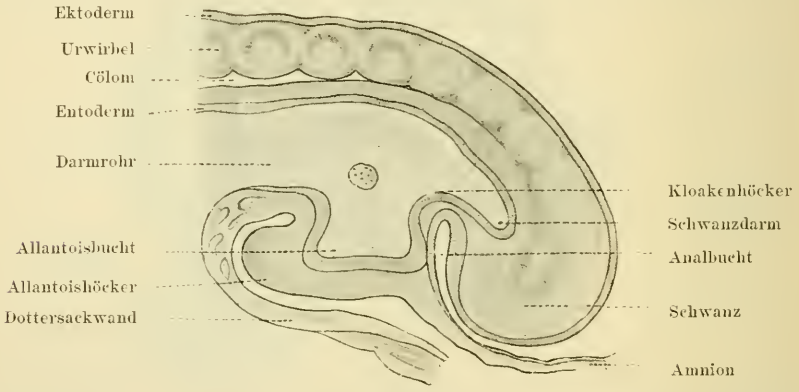


Fig. 103.
Anlage der Allantois. Nach Gasser. Längsschnitt durch das Körperende eines Hühnchens.

bucht setzt sich vorn in die Dottersackwand fort, hinten in das Amnion. Das hintere Körperende eines Vogels oder eines Säugers mit sackartiger Allantois (Fig. 103), zeigt dabei die sog. Abschnürung von der Keimhaut. Der Schwanz wie die Anlage der Allantois sind auf dieser frühen Stufe schon selbständige, von der Keimhaut getrennte Gebilde und werden es mit jedem Augenblick mehr.

b) Die Allantois ohne Blase, der Bauchstiel.

Bei den Primaten entsteht keine frei vorspringende Allantois, sondern nur ein Allantoisgang in einem mesodermalen, dicken Stiel. Dieser Bauchstiel (His) stellt die Verbindung zwischen Embryo und Chorion her. Der menschliche Embryo schnürt sich an dem hinteren Körperende niemals in der Weise ab, wie die Vögel (Fig. 103), sondern bleibt durch einen rundlichen Strang mit dem Chorion in Verbindung. Dieser Bauchstiel verlässt den Embryo dicht unterhalb des Nabelschlitzes und biegt

sich vor dem stumpf auslaufenden Beckenende unter scharfem Winkel nach rückwärts (Fig. 99). In diesem Bauchstiel verläuft wie in dem homologen Allantoisstiel der Säuger und Sauropsiden ein Allantoisgang, zwei Nabelarterien, zwei Nabelvenen. Auch bei den Primaten verläuft der Allantoisgang eine Strecke weit im Innern des Beckenendes und dann ausserembryonal zwischen Embryo und Chorion und wie bei dem menschlichen Embryo geht der Allantoisgang von der ventralen Fläche des Schwanzdarmes aus. Aber zuerst, bei dem Fehlen des Darmrohres, zweigt der Allantoisgang unmittelbar hinter dem Primitivstreifen ab

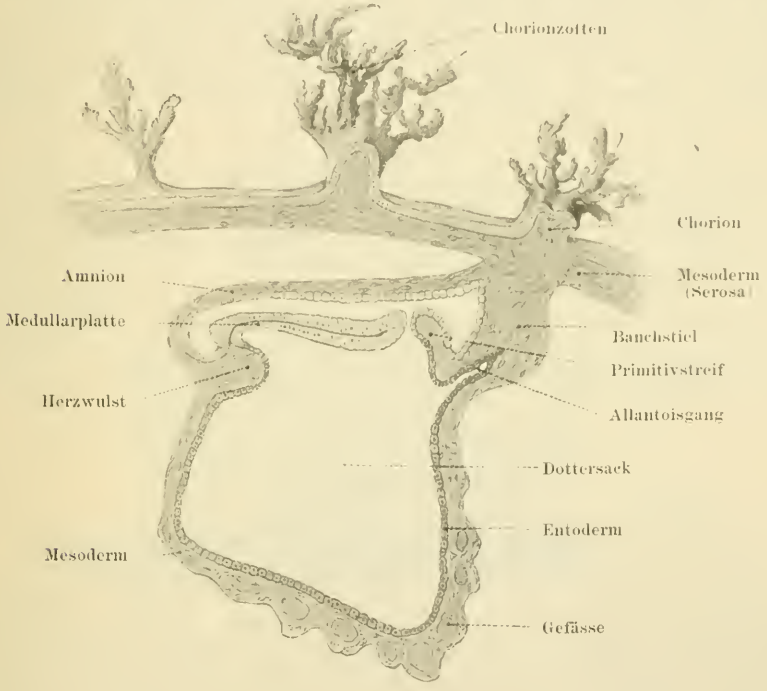


Fig. 104.
Medianschnitt durch das menschliche Ei von Fig. 33. Nach Graf Spee.

(Fig. 104). Sehr bald gliedert sich dann der anfangs gleichmässig weite Gang im Beckenende in zwei verschiedene Abteilungen, in Harnblase und Urachus. Der ausserembryonale Teil des Allantoisganges ist anfangs blind geschlossen, soll dann im weiteren Verlauf noch kleine blindsackförmige Erweiterungen treiben. Damit ist aber sein Hauptwachstum abgeschlossen, denn nunmehr dringen die Gefässzweige, welche aus den Nabelarterien stammen, in die Chorionzotten ein und stellen das reiche Gefässnetz der Placenta foetalis her. Der Bauchstiel wird schliesslich zum Nabelstrang.

Die Natur hat bei den höheren Formen der Säuger mehrere Methoden, um die Verbindung zwischen Mutter und Kind herzustellen. Bei der weitaus

grössten Zahl geschieht dies durch einen anfangs frei endigenden Allantoissack, bei den Primaten durch den mit dem Chorion verbundenen Bauchstiel. Beide Organe sind in der Form verschieden, im Wesen gleich. Auch Mäuse und Ratten haben einen Bauchstiel (Ravn). Es findet unter solchen Umständen niemals eine Trennung der Embryonalanlage vom Chorion statt; der Bauchstiel ist die niemals unterbrochene Verbindung zwischen den Keimblättern des Embryo und dem Chorion. Solches Verhalten zeigt auch der Allantoishöcker (Fig. 103), der aus Mesoderm besteht. Die Allantois der Eidechse legt sich zuerst als solider mesodermaler Zapfen an und tritt erst später in Verbindung mit dem Darmrohr. Die Ausstülpung aus dem Enddarm ist also nicht immer der erste Vorgang, was für die Deutung des Verhaltens bei dem Menschen wichtig ist. Die Allantois der Vögel wächst nicht allein um den Embryo und den Dottersack herum, sondern gegen den zehnten Tag auch noch um das vorhandene Eiweiss, das an der unteren Fläche des Dottersackes hängt. Die Oberfläche der Allantois wird dabei von dem Ektoderm des serösen Sackes bedeckt und dieses kommt so zu liegen, dass es zunächst das Eiweiss umhüllt. Von diesem Ektoderm des serösen Sackes entstehen Zotten, welche das Eiweiss absorbieren helfen (Duval). Das Mesoderm der Allantois, welche dem erwähnten Ektoderm anliegt, transportiert die Stoffe in den Kreislauf. Die Allantois der Vögel wird dadurch respiratorisch und nutritiv thätig, sie erhält ähnliche Eigenschaften, wie das Chorion der Säuger. Schliesst sich bei dem Menschen das Endstück des zu dem Urachus umgewandelten Allantoisganges nicht, so kann Harn durch die Nabelöffnung entleert werden.

His, a. a. O. — Duval, Journ. Anat. et Phys. Tom. 20. 1884. — Selenka, Studien. 5. Heft. Wiesbaden 1891. — Keibel, Arch. f. Anat. 1890. — Strahl, ebenda. 1881. — Spee, Graf v., ebenda. 1896. — Ravn, Arch. f. Anat. 1894.

B. Die Fötalhüllen.

I. Die hinfälligen Häute, Membranae deciduae.

Die Fötalhüllen, auch accessorische Hüllen, sind jene Lagen der Schleimhaut des Uteruskörpers, welche während der Schwangerschaft sich entwickelt haben und bei dem menschlichen Weibe nach der Geburt des Kindes ausgestossen werden. In ihrer vollen Entwickelung stellen sie einen Doppelsack um den Fötus her, der mit dem Amnion und mit dem Chorion zu einer durchscheinenden Haut verklebt und vor dem Austreten des Kindes in der Regel zerreisst. Der Uterus verliert also bei dem Menschen und den Primaten seine ganze Schleimhaut. Deshalb heissen die aus ihr entstandenen Membranen hinfällige Häute, Hinfallhäute, Deciduen. Aus der Schleimhaut des Uteruskörpers entstehen drei verschiedene Bildungen dieser Art:

1. die Decidua vera, die wahre Hinfallhaut,
2. „ „ reflexa, die falsche Hinfallhaut,
3. „ „ serotina, kurz Serotina.

Um diese drei Organe richtig zu beurteilen, muss erst die normale Schleimhaut des Uteruskörpers betrachtet werden. Sie hat bei dem reifen Weibe folgende Zusammensetzung:

a) Ein einfach geschichtetes Flimmerepithel. Während der intermenstruellen Periode überzieht es den Uteruskörper. Vor der Pubertät sollen nur Cylinderzellen vorhanden sein.

b) Tubulöse Drüsen, Glandulae utriculares, von platten, flimmernden Zellen ausgekleidet; sie durchsetzen die ganze Dicke der Schleimhaut.

c) Arterien, Kapillaren, Venen, Lymphgefässe und Nerven sind wie überall, so auch hier die unerlässlichen Eigenschaften der Schleimhaut.

d) Eine Bindesubstanz, reich an jugendlichen Bindegewebszellen (rund und spindelförmig) ist die Trägerin der oben erwähnten Elemente[1]).

Diese Schleimhaut (Fig. 105) sitzt bei dem Menschen der Muscularis unmittelbar und unverschiebbar auf und hat eine Dicke von 1—$2^1/_2$ mm.

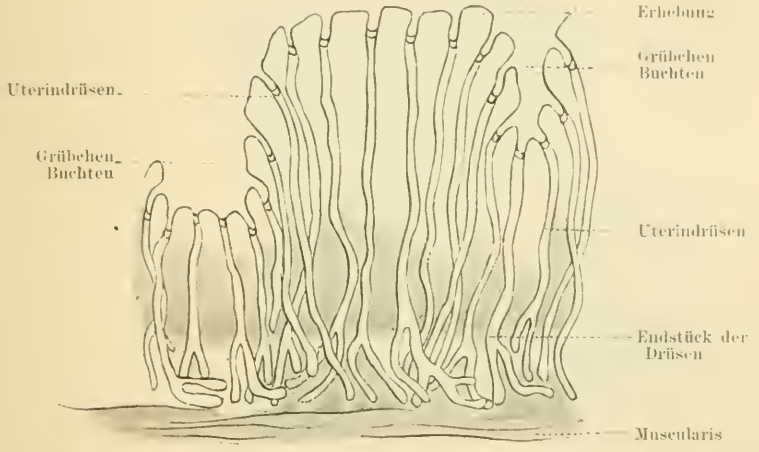


Fig. 105.

Schematischer Schnitt durch die Decidua vera, etwa 10 Tage nach der Konzeption. Nach Reichert, schematisch.

Eine Submukosa, wie sie sonst an anderer Schleimhaut vorkommt, fehlt hier vollkommen. Die blinden Enden der tubulösen Drüsen stecken in seichten Vertiefungen der Muscularis. Wenn bei der Geburt die Schleimhaut abgestossen wird, bleibt ein Rest der Drüsen zurück, eine Saat von Zellen, welche den Ausgangspunkt für die Wiederherstellung der Schleimhaut bildet, die aus physiologischen Gründen dem Untergang geweiht ist. Bei der Menstruation löst sich die Schleimhaut des Uterus in der Regel nur teilweise los und zwar unter folgenden Umständen: Mit der Reifung des Eies bereitet sich gleichzeitig die Uterusschleimhaut zum Empfang desselben vor, sie schwillt an, wobei sich die

[1]) Diese zarte Bindesubstanz heisst bei den Engländern subepitheliales Stratum, bei Reichert: Substratum.

Drüsen korkzieherartig verlängern, die Bindesubstanz sich vermehrt und die Kapillaren strotzend gefüllt sind. Gelangt ein unbefruchtetes Ei in den Uteruskörper, dann bildet sich die so verdickte Schleimhaut zurück. Das Epithel stösst sich, durch Blutungen aus den Kapillaren abgetrennt, allmählich los, die Wandung der Kapillaren wird brüchig, der gesteigerte Blutdruck zerreisst sie und der Blutaustritt wird ansehnlich, wobei rote und weisse Blutkörperchen auf die Oberfläche des Hohlraumes gelangen und durch den Cervikalkanal und die Vagina abfliessen. Die Drüsen und das geschwellte Bindegewebe gehen zu Grunde und was bleibt, wird auf das normale Mass zurückgebildet. Nachdem alle vier Wochen ein Ei reift und das Ovarium verlässt, kommt es alle vier Wochen zu einer Wiederholung der Schwellung der Schleimhaut und der Drüsen, zur

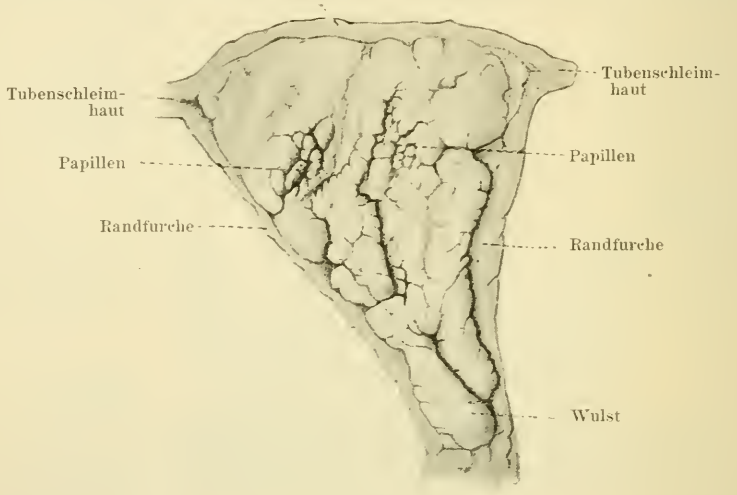


Fig 106.

Decidua vera aus der 3. Woche der Schwangerschaft von der der Anheftungsstelle des Eies gegenüber liegenden Fläche. Präparat aus der Basler Sammlung.

Überfüllung der Kapillaren, zu Blutaustritt, der partiellen Abstossung der Mukosa und zu ihrer Neubildung. Die Uterusschleimhaut befindet sich also bei dem reifen Weibe in einem periodischen Wechsel, Ebbe und Flut des Blutes wechseln in bestimmten Zeitabschnitten und damit pro- und regressive Metamorphose innerhalb der Schleimhaut. Die Schleimhaut wird während der Schwellung 5—7 mm dick und erfährt dabei eine wellenartige Faltung, während sich die einzelnen Elemente, darunter auch Lymphkörperchen, rapid vermehren und Riesenzellen auftreten. Gelangt kein befruchtetes Ei in den Uterus, dann wird die Decidua menstrualis ausgestossen; das Deckepithel geht dabei selten vollständig verloren. Das reife Ei geht zu Grunde, wie? ist unbekannt. Am 9. Tage nach dem Beginn der Blutung ist die Schleimhaut, sind also

auch die Drüsen wiederhergestellt, wieder mit plattem, flimmerndem Epithel ausgekleidet, und die Oberfläche hat sich aufs neue mit Flimmerzellen bedeckt. Die Tuben bleiben von der Menstruation keineswegs unberührt. Ihre Kapillaren sind ebenfalls strotzend gefüllt, die Schleimhaut verdickt, auch sollen während der regressiven Metamorphose die Flimmerzellen von der Oberfläche abgestossen werden. Die Schleimhaut des Cervix nimmt an dieser beträchtlichen Änderung der Schleimhaut des Uteruskörpers fast keinen Anteil. Sie ist nur wenig dicker als gewöhnlich (1 mm) und das Cylinderepithel wird nicht abgestossen. Blutausfluss tritt nicht ein, sobald ein befruchtetes Ei auf die Uterusschleimhaut gelangt. Es ändert sich der ganze Verlauf des Prozesses, die geschwellte blutreiche Decidua menstrualis wird nicht los- Tube. Cervix.

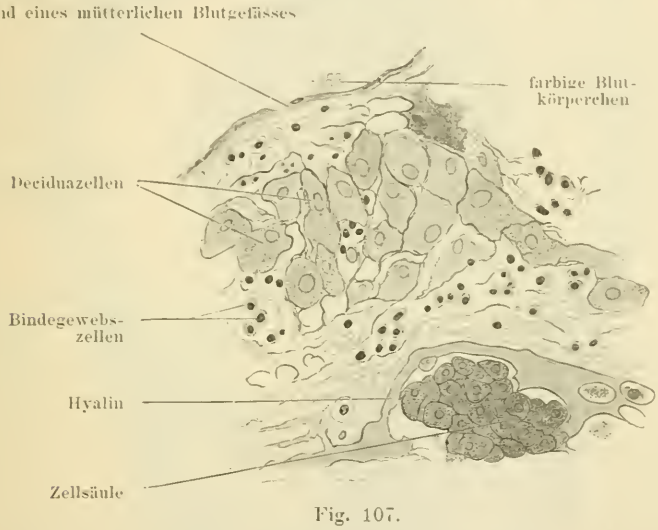


Fig. 107.

Decidua placentalis, 3. Monat. Querschnitt. 260 mal vergr. Aus Stöhr.

gestossen, sondern geht über in die Decidua vera seu graviditatis, in die wahre Hinfallhaut[1]) (Fig. 106).

a) Decidua vera.

Die Schleimhaut verdickt sich und wuchert, es entstehen wellenartige Erhebungen, welche durch Furchen abgegrenzt sind, $1^1/_2$ cm bis 1 mm gross, sog. Papillen (Fig. 106). Die so geschwellte Decidua vera jeder Uterusfläche ist von der gegenüberliegenden getrennt durch eine Randfurche. Nach dem Festsitzen des Eies nimmt die Dicke der Decidua vera noch mehr zu, kann bis zu 1 cm steigen (Fig. 108). Doch behält sie diese Dicke nicht lange bei; schon im vierten, nach Anderen im fünften Monat soll Papillen.

[1]) Sehr selten kommt trotz der Schwangerschaft doch noch einige Monate ein regelmässiger Blutausfluss vor, so dass Aufhören der Menses bei jungen Frauen kein absolut sicheres Zeichen für Gravidität ist.

sie wieder dünner werden. An der Zunahme beteiligen sich alle Gewebe der Schleimhaut. Die Drüsen erhalten eine spiralige Form, der mittlere und untere Abschnitt derselben wird gebuchtet, und die Buchten werden endlich zu Aussackungen, Ampullen. In der Bindesubstanz, der Trägerin der Drüsen, vermehren sich die zelligen Elemente, sie werden überdies gross (Fig. 107), viele werden zu Riesenzellen mit zahlreichen Kernen. Alle diese Formen, zu denen sich wohl auch noch Lymphkörperchen gesellen, wurden unter dem Namen Deciduazellen zusammengefasst. Um

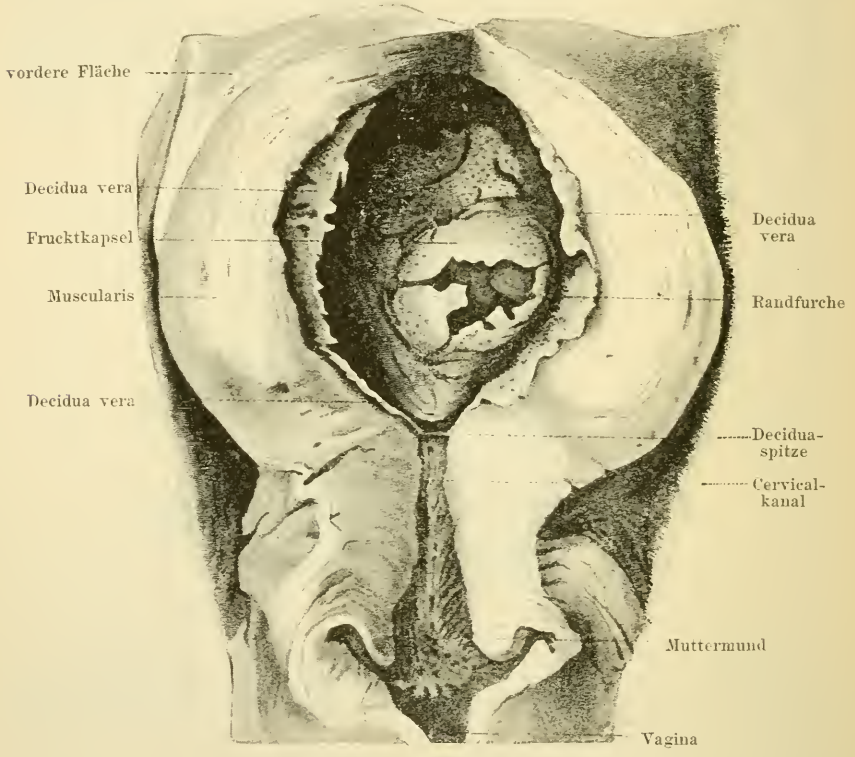


Fig. 108.

Uterus einer 12—14 Tage schwangeren Frau, von hinten geöffnet. Auf der vorderen Fläche der Uteruswand sitzt die geöffnete Fruchtkapsel.

Uterinmilch.

die Drüsenausführungsgänge häufen sie sich und drängen die Mündungen auseinander. Diese Lage ist als „subepitheliale Zone" bezeichnet worden. Auf der Oberfläche der Schleimhaut erscheint ein für die Ernährung des Embryo bestimmtes Sekret, die sog. Uterinmilch, eine aus jungen Zellen bestehende milchfarbige Schichte, welche das junge Ei umgiebt. Sie wird später nicht mehr abgesondert. Die Muskelschichten erfahren unter dem Reiz des befruchteten Eies ebenfalls eine Vermehrung und Vergrösserung der Elemente, welche mit der Zunahme des Fötus gleichen Schritt

hält. Endlich wachsen auch die Blutgefässe nicht bloss an Zahl, sondern auch an Grösse, und dies gilt sowohl von den Arterien, Venen, als den schon bei der Decidua menstrualis erwähnten Kapillaren. Diese Veränderungen der Schleimhaut treten ein, wenn auch das befruchtete Ei sich bisweilen in der Tube festsetzt (Tubarschwangerschaft) oder selbst dann, wenn es in die Bauchhöhle gefallen ist und sich dort entwickelt (Bauchhöhlenschwangerschaft). Die Vitalitätssteigerung, welche mit der Entwickelung eines neuen Repräsentanten der Species verknüpft ist, erstreckt

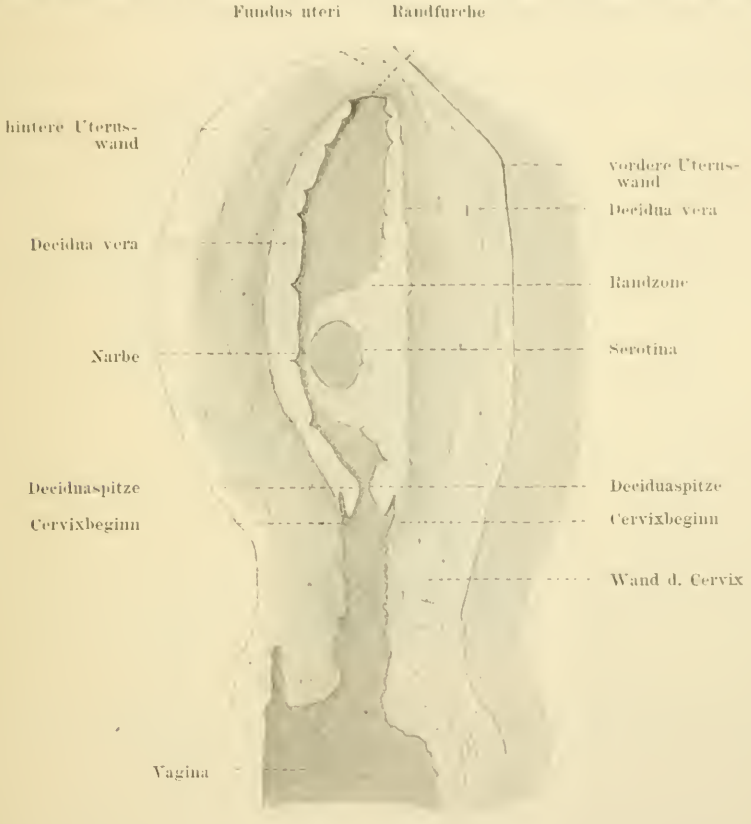


Fig. 109.
Schnitt durch den Uterus mit Fruchtkapsel d. i. I. Stufe der Decidua reflexa.

sich auf alle Organe des exkretorischen Apparates und macht sich in der Uterushöhle auch dann bemerklich, wenn das Wachstum der Frucht abnormerweise an einer anderen Stelle stattfindet. Die Decidua vera erleidet von dem fünften Monat der Schwangerschaft an eine beträchtliche Rückbildung: sie wird weisslich. Bis dies geschieht, zeigt aber die Vera zwei Schichten: Compacta.

1. eine oberflächliche, zellenreiche, „kompakte" Schichte, in der Drüsenschläuche leicht als solche erkennbar sind und gerade oder nur wenig geschlängelt verlaufen.

Spongiosa. 2. eine tiefere spongiöse oder „ampulläre“ Schichte, in der die oben erwähnten Ausbuchtungen der Drüsenenden als rundliche Spalten erscheinen. Nach dem fünften Monat sind aber die Drüsenteile der Schleimhaut als solche schwer erkennbar, weil durch den Druck des wachsenden Fötus und die Zunahme des Fruchtwassers die Wände aneinander gepresst werden. Es kommen jetzt nur schmale Spalten zur Beobachtung, in welchen die Drüsenepithelien aus hohen Cylinderzellen zu niederen kubischen Zellen umgeändert sind[1]). Gleichzeitig mit der Decidua vera entsteht in der Uterushöhle auch eine

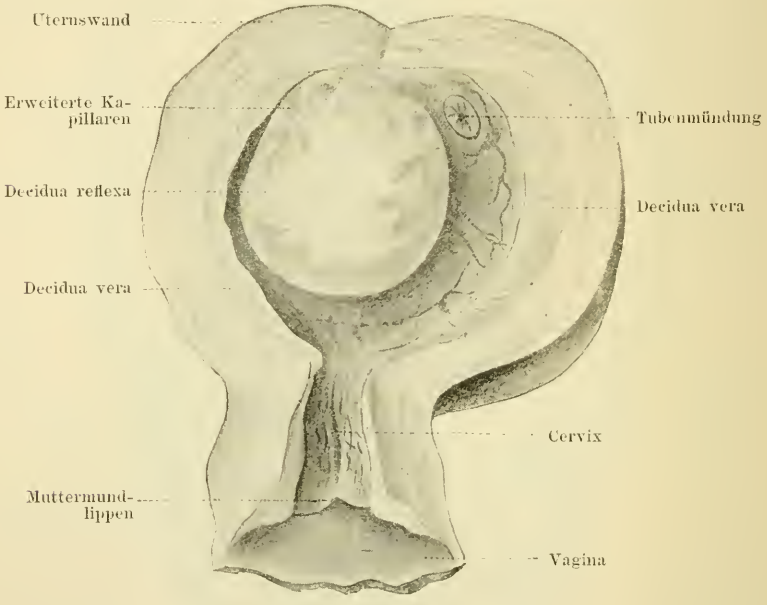


Fig. 110.
Geöffneter Uterus mit Decidua vera und reflexa. 1/3 verkl. Nach Coste.

b) Decidua reflexa.

Das in dem Uterus befindliche Ei bleibt nicht frei in der Uterushöhle liegen, sondern wird von einer Wucherung der Decidua vera vollständig umwachsen. Dies geschieht zu einer Zeit, in der das Ei eine Grösse von 6—7 mm hat. Die Decidua vera bildet um das Ei zunächst einen erhöhten Wall, der an Umfang zunimmt und endlich das Ei einschliesst. Nach der Form des Eies ist auch die Kapsel entsprechend rundlich und heisst Fruchtkapsel. Die Fig. 108 stellt eine solche Kapsel, aber geöffnet dar, und zwar an der Stelle der sog. Narbe, an

[1]) Die Engländer nennen die kompakte Schichte das longitudinale, die spongiöse das cirkuläre Stratum.

welcher sich die Kapsel geschlossen hatte, und die anfangs ihre dünnste Stelle war. Die Lichtung betrug in dem vorliegenden Fall 12 mm. Von dem nämlichen Präparat wurde ein idealer Durchschnitt abgebildet (Fig. 109), um sowohl die Decidua vera als die reflexa zu übersehen. Die Vera, wie sie kurz genannt wird, überzieht die vordere und hintere Fläche der Uterushöhle, oben an dem Übergang von der vorderen zur hinteren Fläche ist sie dünn (Randzone), unten gegen die Cervix springt sie lippenartig vor und bildet die Deciduaspitze. Das Ei sitzt in diesem Fall auf der vorderen Fläche, der eine Pol der Eikugel liegt bedeckt von der Narbe, der entgegengesetzte und abgeflachte Pol ruht auf einer besonders verdickten Stelle der Vera, an der sich später die Placenta entwickelt. Diese kleine, aber wichtige Stelle der Vera ist durch einen besonderen Namen ausgezeichnet, sie heisst Decidua serotina, Decidua placentalis oder kurz Serotina[1]). Serotina.

Das Ei bleibt entweder auf der vorderen oder auf der hinteren Wand sitzen. Dort entwickelt sich dann auch die Placenta aus der Serotina. Der normale Sitz der Placenta ist also in der Mehrzahl der Fälle auf einer der Wände, nur ausnahmsweise seitlich; häufiger wird die rechte, als die linke Seite bevorzugt. Unter 188 Fällen sass die Placenta 77mal an der vorderen und 93mal an der hinteren Wand, 12mal rechts und 6mal links.

Die Reflexa hält mit dem in ihrem Innern sich entwickelnden Ei gleichen Schritt. Der bald ansehnlich vergrösserte Sack hängt anfangs noch frei in der von der Vera ausgekleideten Höhle. Das ist nicht allein auf derjenigen Stufe der Fall, wie sie die Fig. 110 zeigt, sondern noch manche Woche später. In Fig. 111 ist die Reflexa schon umfangreich und liegt noch immer frei: die Verbindungsstelle mit der Vera ist von dem Beschauer abgewendet[2]). Die Reflexa enthält neben Drüsen auch Blutgefässe, die an manchen Stellen stark erweitert sind (Fig. 110): sie hat kurz alle Eigenschaften der Vera: sie ist ja ein Teil von ihr. Der anfangs zwischen Vera und Reflexa vorhandene Raum (Figg. 110 und 111) nimmt mit der Zunahme des Fötus mehr und mehr ab, um im fünften Monat völlig zu verschwinden. Die beiden Deciduen berühren sich dann und werden endlich durch die Vergrösserung des Kindes aneinandergedrückt. Dieser Druck bringt in der Folge beträchtliche Veränderungen hervor: das Cylinderepithel verschwindet, die beiden Häute verkleben miteinander, die Gefässe der Reflexa veröden, sie wird weisslich, einem plastischen Exsudate ähnlich und erhält sich bis zur Geburt als geschlossener Sack, der mit dem erweiterten Amnion und Chorion ebenfalls verklebt. Sein Aussehen, gelbweiss, schwach durchsichtig, lässt die Herkunft nicht vermuten. — Er hat mit dem, was wir uns sonst als Derivat einer Schleimhaut vorstellen, sehr wenig Ähnlichkeit.

[1]) serotinus, a, um, spät kommend. — [2]) Bei Abortus erhält man oft solche Kapseln der Reflexa, welche im Innern das Ei enthalten und aussen eine glatte Schleimhautfläche mit Drüsenmündungen besitzen, mit Ausnahme jener Stelle, wo sie sich von der Vera abgelöst hat.

c) Decidua serotina seu placentalis.

In dem Bereich der Serotina, wie sie kurz heisst, findet ausschliesslich das Ineinandergreifen der Chorionzotten der fötalen Eihülle mit der Gebärmutterschleimhaut statt. Der kreisförmige Fleck ist anfangs klein (Fig. 108), nimmt aber bald an Umfang zu, um nach und nach bis zur Grösse eines Tellers heranzuwachsen. Diese Partie der Uterusschleimhaut erfährt die nämlichen Veränderungen des Wachstums, welche oben von der Vera mitgeteilt wurden. Auch sie verdickt sich, auch ihre Uterusdrüsen werden lang, infolge davon gewunden und ampullär. Schliesslich werden sie durch Druck in Spalten umgewandelt, die in nichts mehr an den früheren Bau erinnern. Der Drüsenkanal hat seine ursprüngliche Form verloren. Die Drüsenepithelien gehen vom sechsten Monat an zu Grunde; die Drüsenenden, welche der Muskulatur

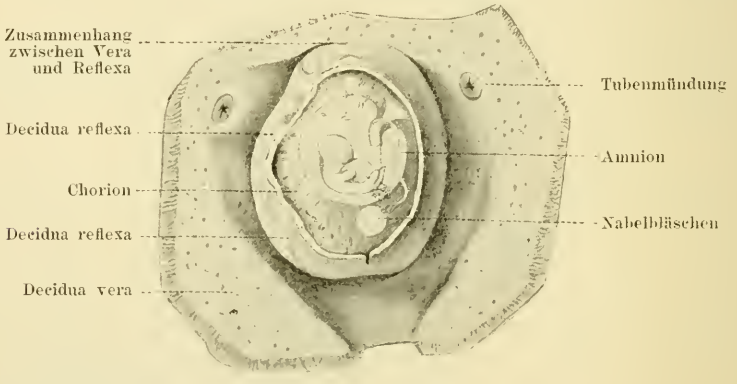


Fig. 111.
Decidua vera und reflexa geöffnet. Im Innern der menschliche Embryo. Teilweise nach Coste.

des Uterus aufliegen, bleiben intakt. So entsteht aus den zusammengepressten und erweiterten Drüsenschläuchen ein Maschennetz, das nach der Entfaltung ein Aussehen wie in Fig. 112 darbietet und bis zum Beginne der Geburt erhalten bleibt, die „Spongiosa". Bei der Geburt vollzieht sich in ihr die Ablösung der Deciduen. Die ampulläre Schichte ist bedeckt von der kompakten Schichte, die man auch kurz die Compacta nennt (Fig. 112). In ihr herrschen die Deciduazellen vor. Diese bilden eine ansehnliche Schichte, in der sich infolge rapider Produktion Riesenzellen oft mit über 40 Kernen finden. Deciduazellen kommen nebenbei auch in der Spongiosa vor, ebenso in der innersten Muskellage der Uteruswand, wo sie das intermuskuläre Bindegewebe erfüllen. Durch dieses Lager der Deciduazellen in der Compacta ziehen auch die Drüsenröhren, von der Mitte der Schwangerschaft ebenfalls beträchtlich verändert.

Über die Herkunft der Deciduazellen bestehen noch viele Meinungsverschiedenheiten. Sie werden von weissen Blutkörperchen abgeleitet, von den

Bindegewebszellen der Grundsubstanz, von der perivaskulären Schichte der Gefässe, ja sogar vom mütterlichen Uterinepithel. Die Bindesubstanz oder das Zwischengewebe scheint vollkommen verdrängt durch die Menge der Deciduazellen.

Deciduata, Indeciduata.

Bei dem normalen Geburtsakt folgen die Eihäute samt der Placenta dem Kinde nach. Es lösen sich die Deciduen, auch die Serotina, also die ganze Gebärmutterschleimhaut vollständig los. Das ist nicht bei allen Säugern der Fall. Man unterscheidet deshalb Deciduata, bei denen die Uterusschleimhaut ausgestossen, und Indeciduata, bei denen die Uterusschleimhaut nicht ausgestossen wird. In letzterem Falle ist die Verbindung zwischen Chorion und Deciduen nicht innig; denn die Zottenbäume lösen sich aus der verdickten Uterusschleimhaut los.

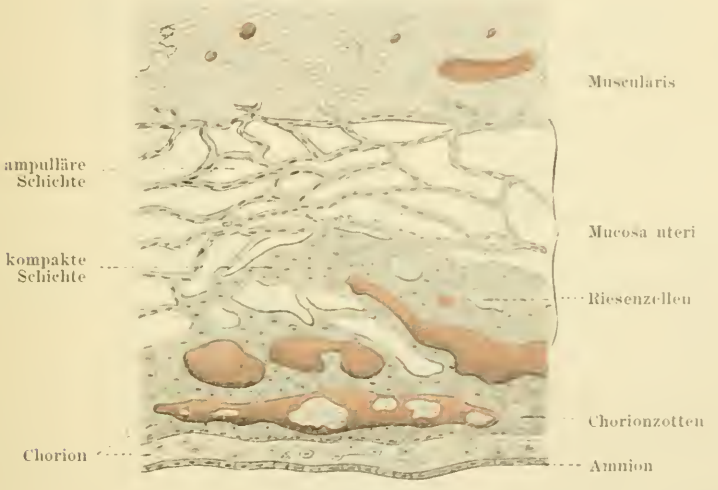


Fig. 112.
Querschnitt durch die Eihäute und einen Teil der Uteruswand an dem Rande der Placenta: 6. Monat der Schwangerschaft. Nach Leopold.

Die Grenze zwischen Deciduaten und Indeciduaten ist jedoch nicht scharf, sodass eine dritte Gruppe, die der Demideciduaten (Turner) aufgestellt wurde. Bei Wiederkäuern geht das Epithel nur an den Stellen der Placentulae fort. Die gelbe Haut, welche die Placenta der Katze nach der Geburt bedeckt, ist die losgestossene Decidua serotina. Nach dem Gesagten ergiebt sich folgende Einteilung der Tiere.

Deciduata, die Schleimhaut des Uterus ist mit der Placenta foetalis so fest verwachsen, dass sich beide bei der Geburt des Jungen völlig ablösen; dazu gehört der Mensch, die Affen und die Halbaffen.

Demideciduata, die Schleimhaut des Uterus ist mit der Placenta foetalis weniger innig verwachen, so dass sich nur ein Teil der Uterinschleimhaut bei der Geburt des Jungen ablöst, dazu gehören:

die Raubtiere,	die Elefanten,
die Insektenfresser,	die Scharrtiere, z. B. Dasypus,
die Nager,	die Faultiere.

Indeciduata, die Schleimhaut des Uterus ist nur locker mit der Placenta foetalis verbunden. An keinem Teile der Berührungsfläche findet sich eine wahre Verwachsung. Zwei umfangreiche Säugetiergruppen zeigen dieses Verhältnis:

1. Die Huftiere — Wiederkäuer, Tapiere, Pferde, Schweine;
2. die Waltiere (Cetomorpha), die Seerinder, Borkentiere, Delphine, Walfische.

Cervix uteri. An all diesen Vorgängen nimmt die Cervixhöhle keinen Anteil. Sie wird von einem durchsichtigen zähen Schleimpropf, der Hydroperione, ausgefüllt. Grosse Flimmerzellen (55 μ im Mittel lang) finden sich an der Oberfläche. Die Plicae palmatae zeigen pilzförmige und fadenförmige Papillen. Drüsen mit langem Hals, gebuchteten Hohlräumen und ebenfalls hohem Flimmerepithel sind zahlreich im Hals. Von diesen Drüsen rührt wohl der in der Schwangerschaft entstehende Schleimpropf her. Übrigens vermutet man, dass sich auch die Epithelien daran beteiligen.

Um den Bau und die Anordnung der zahlreichen Membranen zu übersehen, welche den Embryo und den Fötus umhüllen, lohnt es sich, die Fötalhüllen und die Fötalanhänge kurz, in ihrer Reihenfolge, sich zu vergegenwärtigen. Der Fötus ist zunächst von dem Amnion umgeben (Fig. 111), dann von dem Chorion. So ist er eingeschlossen in die Reflexa (eröffnet durch einen ovalen Fensterschnitt) und in die Vera, die weit aufgeschnitten und von dem Uterus losgetrennt dargestellt ist. Bei Fehlgeburten kann man solchen Bildern oft begegnen.

Berücksichtigt man den Zusammenhang der Deciduen mit der Uteruswand, dann vertieft sich das Verständnis von dem Zusammenhang der umhüllenden Membranen. Die Fig. 113 stellt einen Frontalschnitt durch einen Uterus dar. Das Amnion liegt gegen früher an dem Chorion an. Das Chorion ist im ganzen Umfang des Eies gefässhaltig. Später gehen jedoch im Bereich des Chorion laeve die Blutgefässe unter. Die Reflexa ist mit dem ganzen Fötus gewachsen; zwischen ihr und der Vera besteht jedoch noch immer ein kleiner Zwischenraum. Nach dem vierten Monat verschwindet er, Vera und Reflexa nähern sich, verwachsen dann, und um die Zeit der Geburt ist eine Trennung nur gewaltsam möglich. Das Nabelbläschen, auf einer früheren Stufe Dottersack genannt, hat eine bedeutende Ortsveränderung erfahren, sein Stiel hat sich mit der Nabelschnur verlängert und es liegt dort, wo es auch noch nach der Geburt getroffen wird. d. h. an der Insertion der Nabelschnur an der Placenta, die Serotina ist jetzt zur Placenta geworden. Die Zottenbäumchen des Chorion haben sich enorm vergrössert und mit den schon erwähnten Teilen die Placenta fötalis gebildet, während

die Verdickung der Vera von erweiterten Arterien und Venen durchzogen die Placenta uterina darstellt. Die Vera endigt nach unten in der Deciduaspitze. Die Verbindung aller Teile mit der Uteruswand verdeutlicht ebenfalls Fig. 112, in der alle Schichten um diese Zeit in ihrer natürlichen Reihe auf einander folgen: die Muscularis, dann die spongiöse Schichte, die Vera, welche ihr charakteristisches Aussehen hauptsächlich durch die erweiterten Drüsen erhält, dann die Compacta, mit den dichten Lagern der Deciduazellen, worunter Riesenzellen, mit den

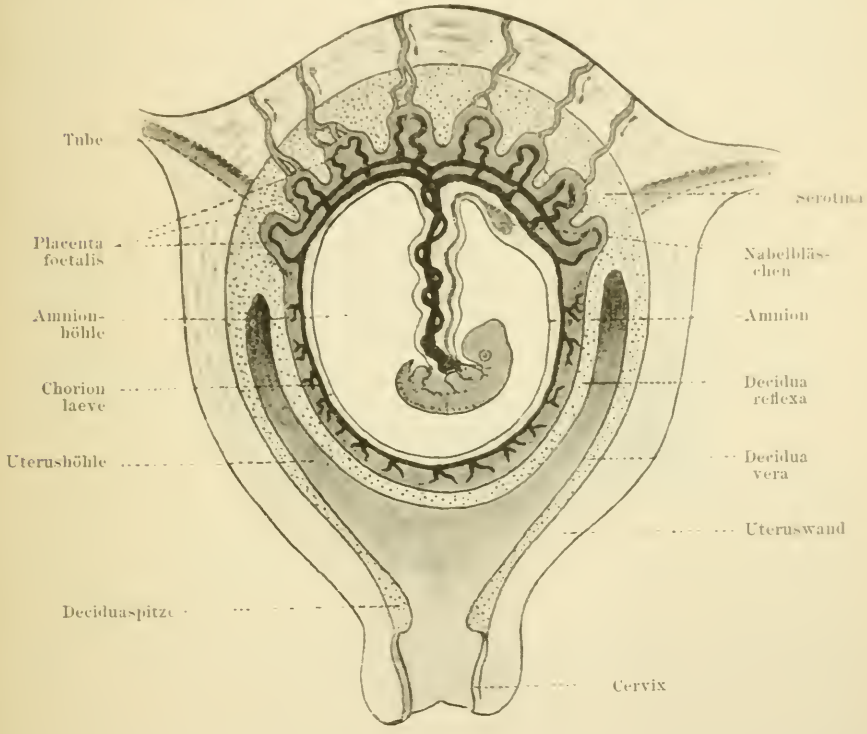


Fig. 113.
Schwangere Gebärmutter. Teilweise nach Turner.

durch Blut gefüllten intervillösen Räumen, in denen die Zotten auf dem Querschnitt wie helle Inseln hervortreten. Darauf folgt eine Schichte des Chorion selbst, aus dem die Zotten entspringen und den Abschluss bildet das Amnion, das von der Amnionsflüssigkeit bespült wird. Trotz dieser Wucherungen der Decidua vera bleiben die Eileiter dennoch in offener Verbindung mit dem Uterus.

Leopold, Arch. f. Gynäk. Bd. 11. 1877. — Mandl, ebenda. Bd. 52. 1896. — Merttens, Zeitschr. f. Geburtsh. und Gynäk. Bd. 30 und 31. 1896 und 1897.

II. Mutterkuchen, Placenta.

Die Placenta[1]) des Menschen wurde in ihrem Beginn um den 12. Tag, als Decidua placentalis seu serotina schon erwähnt und in den Figg. 108 und 109 abgebildet. Auch eine spätere Entwickelungsstufe vom Ende des 3. Monates wurde geschildert und an der Fig. 96 sind die Zottenbäumchen des Chorion frondosum, aus den Vertiefungen der Serotina hervorgezogen, dargestellt. In diesem Abschnitt soll nun die vollendete Placenta, um die Zeit der Geburt, beschrieben werden. Sie hat die Gestalt eines länglich runden konvex-konkaven Kuchens von 12—15 cm Durchmesser und ein Gewicht von 500—1250 Gramm. Ihre konvexe oder äussere Fläche sitzt an der inneren Oberfläche des Uterus-

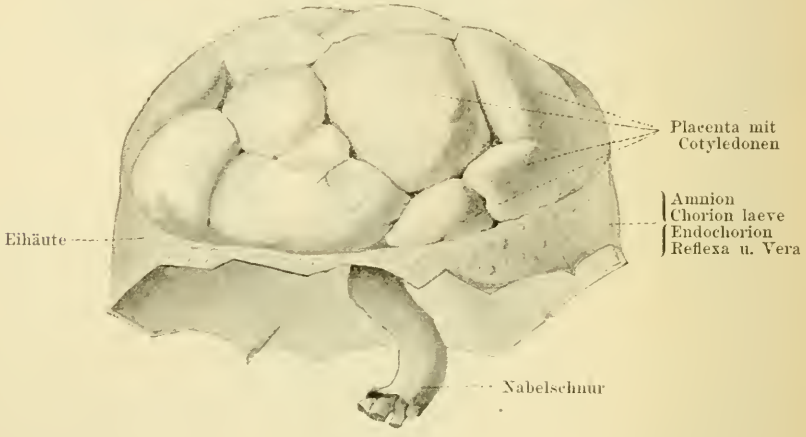


Fig. 114.
Reife Placenta mit Nabelschnur, nach der Ablösung von dem Uterus. Die Eihäute rundum abgeschnitten. 1/3 nat. Gr.

körpers, jedoch nicht in dessen Mitte, sondern etwas gegen die eine oder andere Tubenöffnung hin, wodurch die naheliegende Tube verschlossen wird. Die äussere Fläche der Placenta wird durch tiefe Furchen in 10—15 Abteilungen zerlegt, welche Gruppen von Chorionbäumchen entsprechen, den sog. Cotyledonen (Fig. 114). Das Amnion überzieht die innere konkave Fläche, in welche sich der Nabelstrang etwas exzentrisch und in schräger Richtung einpflanzt. Die weiche schwammige Masse der Placenta ist sehr reich an Blutgefässen, welche teils von dem Uterus stammen, teils von dem Fötus. Die Placenta ist ein Doppelorgan, dessen eine Hälfte von der Schleimhaut des Uterus, der Serotina, geliefert wird, dessen andere Hälfte von den Chorionzotten des Fötus herrührt. Deshalb unterscheidet man auch

[1]) *πλακοῦς* im Genitiv, *πλακοῦντος* platter Kuchen.

die Placenta uterina von der Placenta foetalis; beide Teile sind zwar anfangs gänzlich verschieden von einander, später durchdringen sie sich aber gegenseitig auf das innigste, denn die Chorionzotten werden von der Serotina umwachsen und umgekehrt dringen die Zotten in die Serotina hinein. Ehe dieser Verwachsungsprozess vollendet, ist es deshalb möglich, die beiden Teile zu trennen (siehe Fig. 96), aber später ist die gegenseitige Durchwachsung so vollständig, dass nach der Geburt ein einheitliches Organ aus den Genitalien hervorkommt, das morphologisch und physiologisch als ein solches auch während der Schwangerschaft funktionierte. Dieses Organ vermittelt den Blutverkehr zwischen Mutter und Frucht in sehr eigenartiger Weise. In der Placenta uterina kommt es anfangs zu einer Erweiterung der Endäste der Arteriae uterinae und der Aa. ovariales und endlich zum Durchbruch des Blutes in das Gewebe (der Serotina). Es bleiben dann nur noch die gröberen Arterienknäuel erhalten, welche ihr Blut frei in die Zellenräume ergiessen. Die Chorionzotten mit den fötalen Gefässen werden so von dem Blut der Mutter umspült. Die Abfuhr dieses Blutes geschieht durch Venen, welche am Rande der Cotyledonen auftauchen. Der Kreislauf in der Placenta uterina ist also unterbrochen oder extravaskulär. Das mütterliche Blut cirkuliert statt in Kapillaren frei zwischen den Chorionzotten der Placenta foetalis, auch Zwischenzottenräume oder intervillöse Räume genannt.

Im Beginn der Schwangerschaft hat die Uterusschleimhaut freilich einen geschlossenen Kreislauf, ihre Arterien gehen durch ein dichtes System von Kapillaren in Venen über, wie in anderen Schleimhäuten; später aber ändert sich dies, der Kreislauf wird unterbrochen und zwar auf folgende Weise: in einzelnen Vorsprüngen und Wülsten der Serotina kommt es zu einer Ausweitung der arteriellen Endäste, welche von der Mutter herrühren; die Wandung wird schliesslich so dünn, dass sie durchreisst und das Blut frei zwischen die Chorionzotten hineindringen kann. Das Endothel der dilatierten mütterlichen Arterien und Kapillaren wird also vom Blutstrom durchbrochen und geht zu Grunde. Die Anfänge der Venen liegen ausschliesslich an dem Dach der intervillösen Räume dicht an der Grenze der Muskulatur. Das allgemeine Bild von diesem unterbrochenen Kreislauf in der Placenta uterina ist in der Fig. 115 wiedergegeben. Die Muskelwand ist von der Serotina mit ihren Drüsenspalten unterscheidbar, zapfenförmige Verlängerungen, Septa genannt, reichen tief zwischen die Zotten der Placenta foetalis hinein; Arterien führen Blut nach den intervillösen Räumen, das durch Venen abfliesst (Fig. 115).

Die Placenta foetalis, aus dem Chorion frondosum hervorgegangen, zeigt die Zusammensetzung aus mehreren Cotyledonen. Jeder derselben hat sein Strömungsgebiet, seine Arterien und Venen. So viele

Cotyledonen, so viele gesonderte Strömungsgebiete, die ihr Blut von dem Fötus erhalten. Die Arteriae umbilicales führen das Blut zu, die Venen führen es ab. In der Placenta foetalis und ihren Zottenbäumchen besteht ein geschlossener Kreislauf, die Arterien gehen durch kapillare Bahnen in Venen über. Die grösseren Venen, wie die grösseren Arterien sind an der freien Fläche der Placenta leicht zu sehen, namentlich die Nabelvenen, durch die das Blut zu dem Fötus zurükkkehrt. Von dem dichten Ineinandergreifen der Gefässe in den Cotyledonen giebt Fig. 116 eine Vorstellung, und von der ganzen Lage und Gliederung die halbschematische Fig. 115: Cotyledonen, Eintritt der Nabelarterien, Aus-

Fig. 115.
Placenta foetalis und Placenta uterina mit den zu- und abführenden Gefässen. Schematisch.

tritt der Nabelvenen an der konkaven Fläche der Placenta und Insertion der Nabelschnur. Dieser Bau der Placenta, der durch den Austausch der Stoffe zwischen der Mutter und der Frucht bedingt ist, erscheint auf den ersten Augenblick einfach, aber er ist durch die Beziehungen der fötalen Zotten zu der Serotina sehr kompliziert. Das Epithel der Serotina besteht wie das der ganzen Uterusschleimhaut aus einem flimmernden Cylinderepithel. Es senkt sich in die vorhandenen Vertiefungen hinein, die sich mit dem zunehmenden Wachstum vergrössern, im Anfang aber Drüsenmündungen auf ein Haar gleichen. Mit weiterschreitender Hypertrophie der Serotina, die bis zu 2 cm dick werden kann, verlieren die Epithelzellen ihre cylindrische Form, werden platt und polygonal und an vielen Stellen

sollen sie ganz und gar schwinden, weil die in die Vertiefungen und Buchten eindringenden Zotten mit ihrem luxuriösen Wachstum einen Druck erzeugen, der, wenn auch schwach, dennoch hinreicht, den Wechsel der Zellenformen und selbst den Untergang der Zellen herbeizuführen. Die Drüsen der Serotina münden noch teilweise in die Buchten im Beginne der Schwangerschaft, ähnlich wie in der Fig. 105, später aber zeigen sie die schon oben geschilderte Umwandlung in eine Spongiosa. Die Vermehrung der Deciduazellen führt zur Herstellung einer sogen. kompakten Schichte, auch kurz Compacta, die in der jüngsten Zeit als Syncytium bezeichnet wird. Nirgends findet sich dabei eine ebene Fläche, wie wir sie von anderen Schleimhäuten her in der Erinnerung haben, sondern in allen Placenta-Arten, des Menschen wie

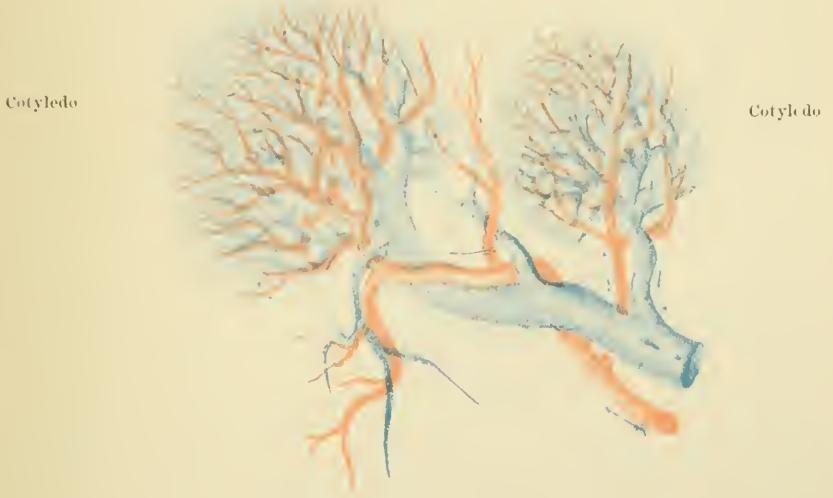


Fig. 116.
Zwei Cotyledonen aus der Placenta foetalis des Menschen. Nat. Gr. Injiziert. Nach Hyrtl.

der Säuger, sind Buchten (Fig. 105) zu Zwischenzottenräumen erweitert und zwischen den Zottenmassen „Septa“ der hypertrophischen Serotina erhalten (Figg. 113 und 115, halbschematisch). Diese Septa sind am grössten zwischen den einzelnen Cotyledonen, sie ragen als zapfen- oder säulenartige Fortsätze stellenweise bis an die Membran des Chorion heran. In ihnen trifft man die uteroplacentalen Arterien; sie sind reich gewunden und verschlungen und ein und dieselbe Arterie kann auf einen Schnitt 15—20mal getroffen werden. Die innerste Lage der Arterien zeigt Endothel, dann folgt faseriges Bindegewebe mit rundlichen und stäbchenförmigen Kernen, in der Umgebung endlich Deciduazellen. Auf diesen Septa münden endlich diese Arterien frei und ergiessen ihr Blut in die Zwischenzottenräume (Fig. 117), ohne vorher in Kapillaren

überzugehen, sondern das ausgetretene Blut umspült sofort die Chorionzotten, durch deren Membranen hindurch die Osmose in Wirksamkeit tritt.

In denjenigen Buchten der Serotina, welche zwischen der Septis sich befinden, also dicht an der Muscularis, wo die Serotina wegen der eingedrungenen Cotyledonen verhältnismässig dünn ist (Fig. 117), beginnen die uteroplacentalen Venen mit breiten Öffnungen. Oft gelingt es, die Ausmündungsstelle direkt unter der Lupe zu sehen, 0,5—1 mm weit, die aber im Leben zweifellos doppelt so weit ist. Von hier aus ziehen sie durch die Serotina, mehrfach gewunden mit äusserst dünnen Wandungen. Die Wand der Vene wird, wie die der Arterien, durch Endothel gebildet, dessen Kerne etwas gegen die Höhlung vorspringen. Es endet bisweilen vor der Ausmündung der Vene, oder geht bis auf die Serotina über und die in der Nähe befindliche Zotte. Auf das Endothel folgen spindelförmige Zellen, die in faserigem Bindegewebe liegen, das bis 130 μ dick werden kann. Deciduazellen durchsetzen auch hier die Wandung der Venen, wie bei den Arterien. Die Chorionzotten drängen sich hart an die Venenmündung heran und können sogar bis zu $^1/_3$ mm in die Höhlung des offenen Venenrohres hineinwuchern. Mit den Rändern der Mündung findet man stets einige Zottenköpfe verwachsen.

In dem Gewebe der Serotina, das den Rand der Placenta bilden hilft, kommt ein unvollständiger, vielfach unterbrochener Venensinus oder Ringsinus vor, der venöses Blut aufnimmt, das dann in die Muscularis und in naheliegende Gebiete der Decidua vera abfliessen soll. Das Verhalten dieses Sinus ist noch etwas dunkel in seinen genauen Beziehungen. Decidua subchorialis ist eine Schichte der Serotina, welche vom Rande der Placenta gegen die Insertion der Nabelschnur sich hineinschiebt in einer Strecke von 2—3 cm (Fig. 115).

An der Grenze des eben erwähnten Venensinus dringt diese Lage von Deciduagewebe in die Tiefe, die Stelle ihres Abganges siehe in der Fig. 115; allein Entstehung, Ausdehnung und Bedeutung dieser Lage ist noch umstritten. Jedenfalls bildet sie einen guten Abschluss gegen den Rand des ganzen Organs hin, in das der Fötus wie ein Parasit seine zahllosen Saugarme, die Chorionzotten hineinstreckt, die eine enorm resorbierende Oberfläche in das mütterliche Blut hineintauchen. — Die Placenta des Menschen hat bisweilen auch eine andere Beschaffenheit. Sie weist Nebenlappen auf (Placenta succenturiata); sie ist doppelt (Placenta duplex); die Chorionzotten fehlen am Rande (Placenta marginata). Sehr selten ist die Placenta tripartita. Die Placenta multiloba besteht aus 20—40 einzelnen Cotyledonen u. s. f. Auch der Sitz ist manchem Wechsel unterworfen, in der Nähe des Cervix kann er Gefahren für die Gebärende bedingen (Placenta praevia).

Die Morphologie der Placenta zeigt beträchtliche Formverschiedenheiten im Bereich der Säuger. Die Affen, Nager und Insektivoren haben eine scheibenförmige Placenta (Placenta discoidea). Sie setzt sich auch aus Cotyledonen zusammen. Immerhin sind innerhalb dieser grossen Gruppe noch viele Abarten der Placenta zu unterscheiden. Bei den Schweif- und Springaffen (Pithecidae), auch bei Gibbon (Owen) ist die Placenta aus zwei verschiedenen Scheiben zusammengesetzt, die meist gleich gross sind. An die doppelte Placenta tritt eine einfache Nabelschnur, die zwei Arterien und zwei Venen hat. Die Nabelschnur kann sich aber auch an einer Placenta fest-

setzen, und die Gefässe verlaufen dann von dieser hinüber zu der andern (Hervé). Ähnliches Verhalten kommt auch bei dem Menschen vor. Der Mandrill hat eine scheibenförmige Placenta wie der Mensch (Turner, Chudzinski); der Chimpanze hat an seiner scheibenförmigen Placenta zwei Arterien und eine Vene wie der Mensch (Osk. Schmidt, Darwinismus 1875). Ein zweiter Typus der Placenta ist die Placenta zonalis. Sie ist ringförmig und kommt bei Fleischfressern, den Pinnipedia, auch beim Hyrax und dem Elefanten vor. Ein dritter Typus ist durch die Placenta cotyledonata der Wiederkäuer gegeben. Sie besteht aus kleinen isolierten „Placentulae", welche getrennt sind durch weite kahle Strecken der unveränderten Mucosa uteri. Bei der Giraffe kommen grosse Cotyledonen neben kleinen von nur 6 C. — 4 mm Grösse vor, und der mexikanische Hirsch soll dasselbe Verhalten zeigen, nur sechs grosse und eine Unzahl kleinste bis herab zu einzelnen Zellenhaufen. Ein vierter Typus ist durch die

Placenta zonalis

Fig. 117.

Uteroplacentare Arterie in einem Septum serotinae und ihre Mündung in dem intervillösen Raum. Nach Bumm.

Placenta diffusa repräsentiert; sie kommt bei dem Schwein, den Einhufern, Walfischen, bei Manis, den Cameliden, Traguliden, dem Tapir, Hippopotamus und wahrscheinlich auch dem Rhinoceros vor. Die Zotten sind über die ganze Oberfläche des Chorion zerstreut und damit auch die Vertiefungen der Uterinschleimhaut über die ganze Fläche. Diese Placenta diffusa gilt als eine Ausgangsform für grosse Reihen. Die Ansicht, die Placenta cotyledonata sei aus einer Placenta diffusa entstanden durch Atrophie der Zotten an einzelnen Stellen, während sie sich an anderen Stellen um so stärker entwickelten, wird von Turner vertreten.

Der Kreislauf des Blutes im Innern verschiedener Typen der Placenten zeigt bei Placenta diffusa und cotyledonata ein geschlossenes Gefässnetz, in der Placenta zonalis jedoch bisweilen eine beträchtliche Erweiterung der Kapillaren, welche die ersten Versuche zur Unterbrechung des Kreislaufs darstellt wie bei den Quadrumanen und dem Weibe. In der Placenta der Hündin finden sich viele weite Bluträume, allein sie haben noch Wandungen, wenn auch schwer erkennbar (Kölliker,

Chorionbeutel.

Leopold). Bei dem Stein- und Edelmarder und bei der Fischotter kommt es zu Bluterguss in das Chorion (in einen Chorionbeutel, Bischoff); in Raubtierplacenten treten überhaupt Blutungen auf (Strahl): obwohl sie keineswegs pathologisch sind, so fehlt doch jede physiologische Rolle, welche mit derjenigen des unterbrochenen Kreislaufes der Placenta des Weibes vergleichbar wäre, in dessen Blut die Chorionzotten des Fötus tauchen.

Die vergleichende Morphologie der Placenta hat noch über einen andern Punkt Klarheit verschafft: sie hat die Beziehungen zwischen den Drüsen des Uterus und den Chorionzotten aufgeklärt. Die Zotten wachsen nicht in die Uterindrüsen hinein, sondern senken sich nur in die vorhandenen Buchten, welche von dem Uterusepithel und der Bindesubstanz gebildet werden (siehe Fig. 105). So bei dem Schwein (Eschricht, Ercolani, Turner), bei dem Pferd, dem Meerschweinchen. Bei Orca gladiator hat es nur den Anschein, als seien die Buchten erweiterte Drüsenmündungen, in welchen sich Zotten befinden. Genauere Untersuchungen zeigten, dass die Drüsen frei sind von Zotten. Bei dem Menschen dringen die Chorionzotten auch lediglich in die Buchten hinein, nicht in die Drüsen. Die Buchten sind anfangs eng, und ihre Unterscheidung von Drüsenöffnungen deshalb oft schwer, gleichwohl besteht kein Zweifel mehr, dass sich der Mensch hierin wie die oben erwähnten Säuger verhält: ein Eindringen der Chorionzotten in die Drüsen findet nicht statt.

Der unterbrochene Kreislauf in der Placenta uterina bei dem Menschen besteht schon am Ende des zweiten Schwangerschaftsmonats; die Endothelwand weicht (auf der den Zottenzwischenräumen zugekehrten Seite) auseinander und das Blut tritt in eine freie Bahn. Die Endothelzellen verschwinden dabei nicht nur an dem geöffneten Arterienrande, sondern auch noch aus den, in den Septis der Serotina liegenden Abschnitten der Arterien, deren Wandungen dann nur von dem Syncytium der Serotina gebildet werden. Ob die vordringenden Zotten diese Zerstörung der erweiterten Arterien und Kapillaren hervorbringen oder ob vermehrter Blutdruck und andere Momente dabei im Spiel sind, lässt sich nicht entscheiden. Den offenen Venenanfängen zwischen den Septis fehlt eine eigentliche Wandschicht, es sind unregelmässige Endothelfelder, die nach und nach ein weites Rohr begrenzen, das bald die Uteruswand erreicht und dann echten Gefässcharakter erhält. Oft findet man Zottenenden in der Lichtung des Venenanfanges: sie führten zu der Annahme, dass die vordringenden Zotten die venösen erweiterten Gefässe durchbrechen. Aber wie dem auch sei, die Lehre vom unterbrochenen Kreislauf im Innern der Serotina ist berechtigt für die Zeit vom Ende des zweiten Schwangerschaftsmonats an bis zur Geburt, dagegen kreist im ersten Schwangerschaftsmonat das mütterliche Blut noch in den kolossal erweiterten Kapillaren der Serotina.

Die beiden niederen Gruppen der Säuger: die Schnabel- und Beuteltiere besitzen keine Placenta. Sie werden als Implacentalia den Placentalia gegenübergestellt (Owen). Bei dem Opossum (Didelphis) bleibt die Allantois schmal und der Dottersack treibt Zotten, welche in Verbindung mit der bedeckenden Serosa einen Kontakt mit der Uterinschleimhaut herstellen und nutritive Funktion übernehmen. Diese Einrichtung heisst Dottersackplacenta. Das lebendige Junge wird schon etwa 10 Tage nach der Begattung in einem sehr unfertigen Zustand geboren und muss längere Zeit in einen, die Mammardrüse umschliessenden Sack, den die Beuteltiere charakterisierenden Beutel zurückkehren, in welchem es mit seinen Geschwistern monatelang verbleibt, um die weitere Ausbildung bis zur selbständigen Lebensfähigkeit zu erfahren. Implacentalia Didelphia

Das Verhalten der Embryonal-Anhänge und der Embryonalhüllen lässt eine aufsteigende Reihe mit vielen Varianten in den einzelnen Klassen erkennen. Wo viel Dotter, wie bei den Fischen, vorhanden, entsteht als einziger Embryonalanhang ein Dottersack, doch kann er bei wenig Dotter auch vollkommen fehlen. Die Reptilien, Vögel und Säuger erhalten alle einen Dottersack und werden überdies in zwei vergängliche, nur dem Embryonalleben eigentümliche Häute eingehüllt: Amnion und seröse Hülle. Man hat sie als Amnioten den Anamnia gegenübergestellt. Unter den Amnioten zeigen die Säuger noch weiter steigende Organisation, allein sie beginnen mit den Monotremen, deren Eier viel Nahrungsdotter besitzen, ohne eine Verbindung mit der Mutter zu erhalten (Haacke und Caldwell). Daran schliessen sich die Beuteltiere, deren Eier sich zwar in der Gebärmutter entwickeln, aber nach sehr kurzer Zeit schon in den Beutel gebracht werden. Endlich folgen die übrigen Gruppen, deren Eier lange in der Gebärmutter verbleiben und bei denen nach der Geburt die Jungen dennoch durch das Sekret von Milchdrüsen lange ernährt werden. Dass sich die Placentalier noch weiter in Bezug auf die Ausbildung der Placenta unterscheiden, je nachdem die Verbindung eine lockere oder feste ist, oder die Placenta überhaupt fehlt, wurde schon erwähnt. Die Placenta der Primaten ist zwar sehr kompliziert gebaut, ob aber die höchste Form, ist gegenüber der Vollendung und Sicherheit, mit der diejenige der Deciduaten und Demideciduaten funktioniert, mindestens fraglich. Amnionia.

Der normale Geburtsakt geht gewöhnlich in der Weise vor sich, dass die infolge der Kontraktionen des Uterus blasenförmig durch den Muttermund herausgedrängten Eihäute platzen (Springen der Blase), das Fruchtwasser abfliesst und hierauf das Kind praevio capite ausgetrieben wird. Die Eihäute mit dem Mutterkuchen folgen durch eine erneute Kontraktion des Uterus in einer längeren oder kürzeren Pause nach, und werden deshalb von den Geburtshelfern Nachgeburt (Secundinae) genannt (quia secundo quasi partu eduntur).

[1]) Litteratur über die vergleichende Anatomie der Placenta: Ercolani. Mem. accad. istit. Bologna Mehrere Abhandlungen von 1870—1883. 4°. — Turner, Lectures on the comp. Anat of the Placenta. Edinburgh 1876, und in dem Journ. anat. phys. 1876 und 1879. — Menschenplacenta: Waldeyer, Arch. f. mikr. Anat 1890. — Bumm, E., Arch f. Gynäk. Bd. 37. 1890; Bd. 43. 1892. Ruge, C. (Gegner der Lehre vom unterbrochenen Kreislauf) und Schröder, Der schwangere und kreissende Uterus. Bonn 1886. — Keibel, Anat Anz. 4. Bd 1889.

IV. Teil.

Entwickelung der Körperform[1].

I. Der menschliche Embryo bis zum Schluss des Medullarrohres.

Länge der Embryonen: 2—2.6 mm. Alter: 12—14 Tage.

Entwickelungsvorgänge von aussen betrachtet. Auftreten der Urwirbel, Abschnürung des Kopfes und des Rumpfendes von der Keimblase. Allmählicher Schluss des Medullarrohres. Das Herz tritt hervor. Die Keimblase wird zum Dottersack und erhält Gefässe, die Urnieren werden angelegt und die embryonalen Eihüllen ausgebildet.

Animale Röhre.

Jeder Wirbeltierembryo und auch der des Menschen muss zwei Hauptröhren erhalten, eine obere (dorsale) für das Centralnervensystem, animale Röhre genannt, und eine untere (ventrale) für die Aufnahme des Darmrohres, des Gefässsystems und die doppelte Ganglienkette des Sympathikus: die vegetative oder Rumpfhöhle. Jede dieser Röhren wächst aus zwei seitlichen Hälften zusammen. Die Schlusslinien liegen dorsal und ventral von der Achse (Fig. 118). In ihnen vereinigen sich die Keimblätter, die sich jetzt auf vier vermehrt haben. Das Mittelblatt wurde nämlich im Bereich der Parietalzone durch eine Spalte in zwei getrennt, von denen das eine parietales Blatt, das andere viscerales Blatt des Mesoderm genannt wird. Das parietale Blatt legt sich an das Ektoderm, das viscerale an das Ektoderm. Für die Herstellung des dorsalen Rohres liegen die Vorgänge sehr klar. Das Entoderm bildet im Bereich der Stammzone zuerst eine Rinne, die immer mehr sich vertiefend, zwischen die symmetrischen Streifen der Achsenplatte einsinkt und endlich zu einem Rohr, dem Medullarrohr, sich schliesst. Die beiden Achsenplatten nehmen unterdessen dabei an Dicke zu und, während das Medullarrohr

[1]) In diesem Abschnitte wird die Entwickelung des Menschenembryo übersichtlich zusammengefasst, um den Einblick in die Entwickelungsgeschichte der Organe zu erleichtern und die Morphologie des Menschenembryo, abgesehen von der Keimblattlehre, vorzuführen. Im Anschluss daran sollen einige morphologische Fragen allgemeiner Natur erörtert werden.

sich vertieft, steigen diese an den Rändern in die Höhe und umschliessen es. Die Naht des Medullarrohres ist noch längere Zeit, namentlich bei Vögeln zu sehen. Komplizierter ist die Herstellung des ventralen Rohres für den Darmkanal. Der Angelpunkt, um welchen sich das Verständnis dieser wichtigen Vorgänge dreht, ruht hier in der richtigen Auffassung der Darmbildung. Diese hängt mit dem Entoderm oder dem Darmdrüsenblatt zusammen, welches die Innenfläche der Keimblase auskleidet. Bei dem Menschen und den Säugern, die hier speziell ins Auge gefasst werden, besteht nun der nächste Schritt für die Darmbildung darin, dass in der Achse der Embryonanlage eine furchenartige Vertiefung entsteht. Das ist die primitive Darmrinne. Dieselbe wird allmählich tiefer und breiter, bildet sich nach und nach zu einem Rohr um und schnürt sich ganz von der Keimblase ab, von welcher die Darmrinne ursprünglich nur einen Teil bildete. Was den endlichen Schluss betrifft, so ist ein bemerkenswerter Unterschied zwischen dem Darmrohr und dem Medullarrohr zu berücksichtigen. Das letztere schliesst sich durch eine Naht der ganzen Länge nach, während das Darmrohr, soweit es sich im Anschluss an die Keimblase bildet, mehr konzentrisch verwächst. Nicht allein von beiden Rändern her, sondern auch von vorn und von hinten her kommt seine Wandung zum Verschluss in einem Nabel, dem Darmnabel. Das Entoderm des Darmrohres wie des Dottersackes wird nach und nach von dem visceralen Blatt des Mesoderm bedeckt, das (als Darmfaserblatt) Muskelhaut, Gefässe, Mesenterien und Netze herstellt (Fig. 118). Ähnlich, wie aus dem Entoderm das Darmrohr hervorgeht, entsteht aus dem Ektoderm die Bauchwand, welche die ganze Leibeshöhle und mit derselben den Darm umschliesst. Das parietale Blatt des Mesoderm vereinigt sich nämlich mit dem äusseren Keimblatt und umkreist den Darm in einigem Abstand: Fig. 118 als seitliche embryonale Leibeswand oder als die Bauchplatten. Ihre Ränder wachsen gegeneinander und vereinigen sich bis auf eine spaltförmige Bauchöffnung, aus welcher der Dottersack hervorhängt. Diese Öffnung stellt den Leibesnabel dar, in welchen noch der enge Dottergang zu dem kleinen Dottersack führt. Mit dem Verschluss der Bauchwand ist die Doppelröhrenform des Wirbeltierkörpers vollendet.

Vegetative Röhre

Darmnabel.

Leibesnabel.

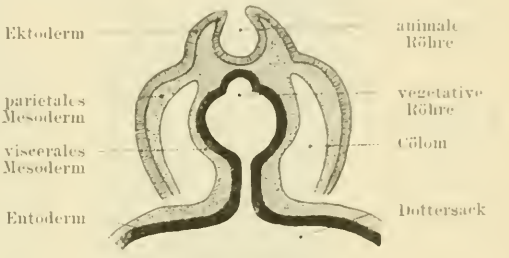


Fig. 118.
Morphologische Rolle der Keimblätter für die Herstellung der Körperform.

Die Entstehung der Doppelröhre ist für alle Wirbeltiere unerlässliche Bedingung; bei dem Amphioxus wie bei allen, aus holoblastischen Eiern

hervorgehenden Tierformen, z. B. den meisten Amphibien schliesst die Darmbildung unmittelbar an den Urdarm an und die erste Veränderung besteht darin, dass die Keimhöhle (Gastrula) sich streckt und ein cylindrisches Darmrohr sich allmählich herausgestaltet. Die Keimscheibe bei dem Menschen, den Säugern, den Vögeln und Reptilien ist eine sekundäre Abänderung, bedingt durch die Masse des Nahrungsdotters. Für die Säuger und den Menschen wird aber durch die Fig. 118 leicht erkennbar, wie das Entoderm des späteren Darmrohres und des Dottersackes ursprünglich identisch sind, sie gehen unmittelbar ineinander über, und wie das nämliche mit dem Mesoderm der Fall ist; denn dasjenige des Dottersackes überzieht ja auch das Darmrohr und beide rühren von dem visceralen Blatt her. Dieses Verhalten und das nachträgliche Wachstum des Dottersackes hat der Mensch mit den übrigen Säugern, Vögeln und Reptilien gemein und das ist mit einer der stärksten Beweise, dass das dotterarme Ei der Säuger von einem Vorfahren mit dotterreichem Ei abstammt. Die ersten Entwickelungsstufen lassen dies kaum vermuten, aber das ebengeschilderte Verhalten und die übrige Rolle des Dottersackes zwingen zu der obigen Annahme.

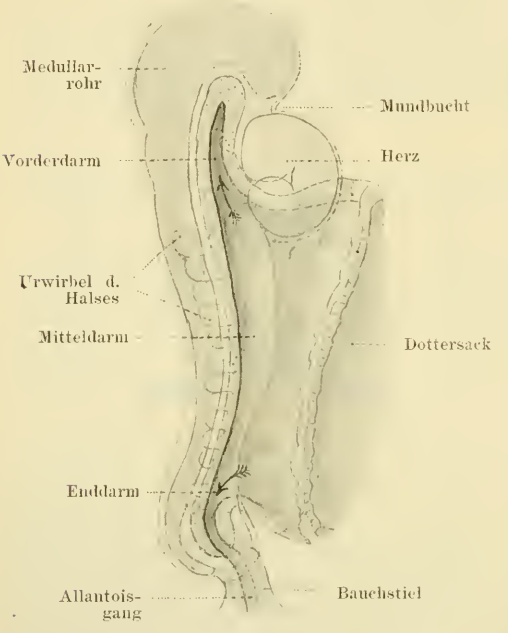


Fig. 119.

Menschlicher Embryo mit 14 Urwirbeln. 2.5 mm Länge. 30 mal vergr. Kopf und Schwanz schnüren sich vom Dottersack ab.

Nachdem die Trennung des Darmrohres von der Keimblase, später Dottersack genannt, begonnen, schnürt sich der Embryo in Form eines wurmartigen Stranges von der Keimblase ab, d. h. durch Zunahme all der erwähnten Teile springt er mehr und mehr über die Ebene der Keimblase hervor. Jetzt zeigt sich deutlich der Gegensatz zwischen ihr und dem Embryo (Fig. 119). Während beide anfangs fast gleichwertig erschienen, erhält der Embryo jetzt die Hauptbedeutung, er ist schon das beherrschende Element, die Individualität, und alle übrigen Teile erscheinen als Embryonal-Anhänge. Vor allem werden die Enden des Embryo der Keimblase gegenüber selbständig. Der Kopf erscheint sofort als eine „Hauptsache". Dasselbe ist mit dem Körperende der Fall. Man hat diese allmähliche Befreiung von der Unterlage als „Abschnürung" bezeichnet. Der Mittelkörper bleibt aber noch einige Tage in weiter offener Verbindung mit dem Dottersack durch den Dottergang: Ductus vitello-intestinalis.

Der Embryo erhält jetzt ein neues Fundamentalorgan, nämlich die Urwirbel. Die Stammzone ist zuerst eine gleichmässige Platte, dann „gliedert" sie sich und zwar in Form von querlaufenden hellen Streifen, welche zunächst ausschliesslich in dem Mesoderm auftreten. Zuerst

erscheint ein schwer erkennbarer lichter Streifen, dann folgt bald ein zweiter, und mit diesen hellen Streifen wird ein dazwischen liegendes dunkleres Feld abgegrenzt (Fig. 120). Dieser Prozess wiederholt sich und die neuen in der nämlichen Weise auftauchenden Urwirbel reihen sich hinten an. Die Zahl ist verschieden bei verschiedenen Wirbeltieren, bei dem Menschen steigt die Zahl bis auf 38, später werden einige (4—5) an dem Kaudalende wieder reduziert. Mit Bildung der Urwirbel geht der Menschen- wie der Wirbeltierembryo aus dem ungegliederten in den bleibenden, gegliederten Zustand über. Er erhält

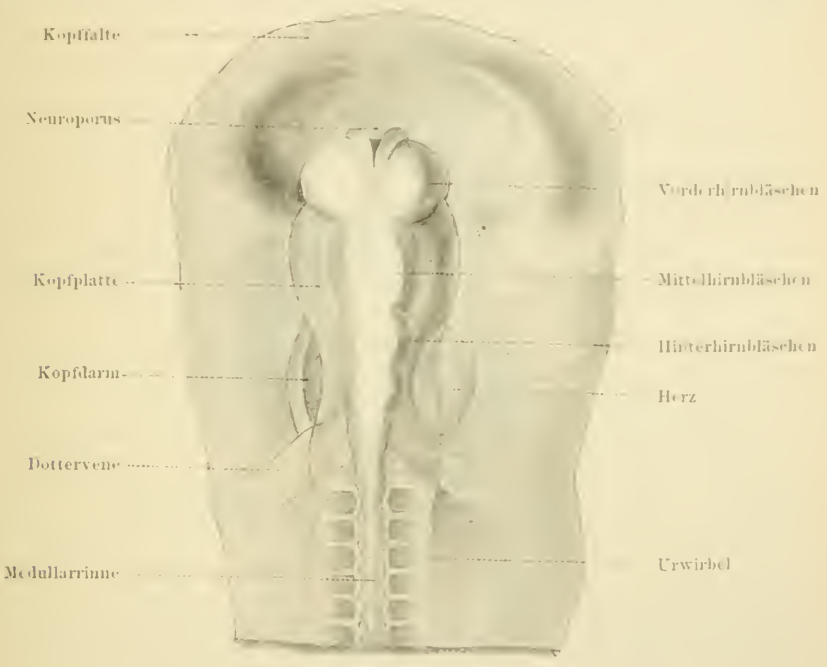


Fig. 120.
Vorderkörper eines Hühnchens mit der Abschnürung des Kopfes von der Keimhaut. Von der Fläche gesehen.

damit ein Fundamental-Organ, das bis in das Reich der Wirbellosen zurückweist, in welchem die Tunikaten, die Würmer, die fast endlose Schar der Arthropoden damit ausgerüstet sind. Die Dickenzunahme dieser Ursegmente steigert rasch die Höhe der Stammzone, sie erhebt sich dadurch mehr über die Ebene der Parietalzone. Die Zunahme der Stammzone beschränkt sich aber nicht nur auf den Bezirk, in welchem die Ursegmente sichtbar geworden, sondern auch auf den davor liegenden Kopfabschnitt. Das Mesoderm nimmt auch dort beträchtlich zu, der Kopfteil schwillt an. Auch die Medullarrinne vergrössert sich dort in höherem Masse, weil schon jetzt Erweiterungen des Medullarrohres

Kopfplatten. die späteren Abteilungen des Gehirns andeuten. Der Kopf erhebt sich mehr und mehr durch Zunahme des Mesoderm, das auf jeder Seite eine zusammenhängende und von aussen scheinbar ungegliederte Platte bildet, die Kopfplatte (oder nachdem symmetrisch je eine solche vorkommt, die Kopfplatten). Sie wachsen nicht allein in die Dicke, sondern auch in die Länge und rücken dadurch den Kopf mehr und mehr aus der Ebene der Keimhaut heraus.

Umschlagsfalten. Die Stelle, wo die ventrale Kopffläche mit der Keimhaut zusammenhängt, bildet einen einspringenden Winkel oder eine Falte, die vordere Umschlagfalte. Mit ihrem Erscheinen hat sich der Embryo

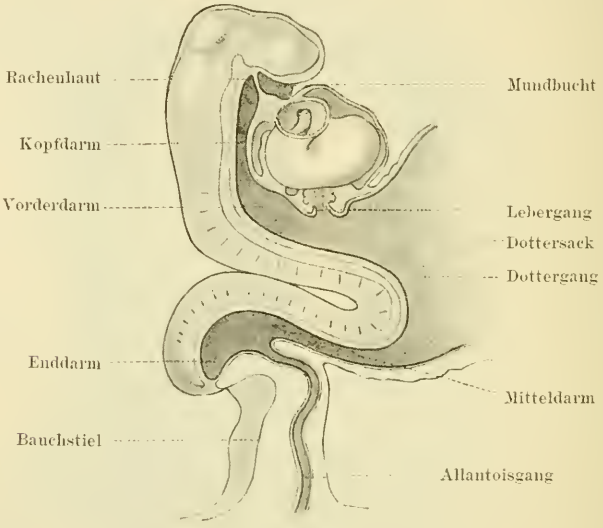


Fig. 121.
Menschlicher Embryo, 12 Tage alt, im Durchschnitt, mit noch weitem Dottergang. Rekonstruktion nach His.

an seinem Kopfende von der Keimblase „abgeschnürt" und ragt über die Keimhaut hinaus (siehe Fig. 120 vom Vogel. Fig. 121 vom Menschen), dessen Körper wegen des kleinen Dottersackes wie derjenige der übrigen Säuger sofort erkennbar ist. Ein ähnlicher Vorgang der Abschnürung findet etwas später an dem hinteren Körperende des Embryo statt. Auch dort verdickt sich das Mesoderm, auch dort wächst es in die Länge, erhebt sich über die Ebene der Keimhaut und trennt sich äusserlich sichtbar durch eine einspringende Falte, die hintere Umschlagfalte. Jetzt ragt also auch das hintere Körperende frei über die Keimblase hervor (Fig. 121). In der Mitte zwischen beiden Körperenden besteht aber noch der breite Zusammenhang mit der Keimblase, die zu der Bedeutung des Dottersackes, dem Embryo gegenüber, herabgesunken ist, denn jetzt ist der Dottersack für den Embryo lediglich ein Behälter, der die Nahrungs-

stoffe zum Gedeihen des neuen Geschöpfes enthält. An dem Dottersack macht sich bald eine Sonderung bemerkbar in dem eigentlichen Sack und einer engeren Strecke, dem Dottergang (Ductus omphalo-entericus (siehe die Figg. 89 und 122). Gefässe sind überdies auf dem Dottersack entstanden, die sich mehr und mehr ausbilden und in Verbindung mit dem Herzen einen ersten, aber schon hoch entwickelten Kreislauf hervorrufen, den Dotterkreislauf. Dotterkreislauf.

An zwei Stellen ist der Wirbeltierembryo nunmehr cylindrisch geworden, er nähert sich dadurch an seinen Enden der späteren Gestalt, die bei manchen Fischen, Amphibien und Reptilien wenig verändert wird. Die embryonalen cylindrischen Körperabschnitte sind aussen von Ektoderm bedeckt: das äussere Keimblatt hat also mit dem Mesoderm auch an Umfang zugenommen. Als innerste Schichte ist Entoderm vorhanden, denn auch das innerste Keimblatt wurde in das cylindrische Kopf- und Schwanzende mit aufgenommen. Jeder dieser Körperabschnitte ist jetzt aus drei ineinanderliegenden Membranen gebaut, dem Ekto-, Meso- und Entoderm, jeder enthält eine kleine Röhre, nämlich den primitiven Kopfdarm und den primitiven Enddarm (Fig. 121), über deren Beschaffenheit später ausführlich berichtet wird. Der Kopfdarm wächst bald mit dem Kopf zu einer ansehnlichen Ausdehnung heran und erhält an mehreren Stellen Spalten, Kiemenspalten, welche auf Beziehungen mit niederen Wirbeltieren hinweisen. Der Mitteldarm bleibt noch so lange unvollkommen, als der Embryo mit weitgeöffneter Darmspalte auf dem Dottersack befestigt ist. Die Höhle des primitiven Darmrohres mündet mit seinem mittleren Abschnitt direkt in die Höhle des Dottersackes (Figg. 89 und 122). Die Wände des Darmrohres gehen direkt in jene des Dottersackes über. Die Medullarrrinne beginnt sich zu schliessen. Die Medullarwülste nähern sich nämlich und endlich erfolgt die Verwachsung, welche die früher weit ausgebreitete Medullarplatte in eine Röhre vereinigt. Bei dem menschlichen Embryo von 7 Urwirbeln beginnt der Schluss nach den bis jetzt vorliegenden Erfahrungen in dem Halsteil und schreitet zunächst nach hinten fort. Am Kopf ist die Medullarplatte noch bei Embryonen von 14 Urwirbeln etwas offen, doch sind die Stellen für die Uranlage des Gehirns und für die Vorder-, Mittel- und Hinterhirnblase bald erkennbar. Verhältnismässig lange bleibt das Medullarrohr an dem vordersten Ende des Embryo offen und ebenso im Gebiet des späteren Dorsalmarkes.

Man vermutet an der Medullarplatte Segmentierung aus verschiedenen Anzeichen und zwar in sehr früher Zeit, noch vor dem Schluss zu dem Medullarrohr: als Erweiterungen der Medullarrinne und als Falten auf dem Boden des Nachhirnbläschens. Schon C. E. v. Baer und Remak haben einzelne Einkerbungen so gedeutet. Seit 1884 sind dann mehrere Stimmen laut geworden, welche von „Neuromerie“ berichtet haben sowohl im Bereich der Hirnbläschen, als in demjenigen des Rückenmarkes. Auf der andern Neuromerie.

Seite ist aber die Ansicht ausgesprochen worden, die Metamorie des Rumpfmesoderms spiegle sich nur deswegen so frühe schon in der Form einer Neuromerie, weil das Ektoderm über die gewölbten Segmente sich hinweglege, so dass die Segmentierung der Medullarplatte streng genommen nur Falten und Einkerbungen seien, welche von dem Mesoderm und seinen Auftreibungen herrühren. Eine Entscheidung steht noch aus. Locy (Anat. Anz. 1894, Bd. 10). Für das Verständnis des Schlusses der Medullarplatte sind die Beobachtungen an den übrigen Wirbeltieren lehrreich geworden. Folgende Beispiele seien herangezogen. Bei dem gemeinen Frosch bildet die Medullarplatte die erste äussere Andeutung des Embryo. Der auffallendste Teil ist die axiale Rinne, bald tritt sie stärker hervor, endigt hinten mit dem Blastoporus und bildet vorn einen weiten Bogen. Die Seitenteile krümmen sich dann zusammen, um das geschlossene Medullarrohr zu bilden, während sich der Embryo verlängert, eiförmige Gestalt annimmt und schon die ersten zwei Kiemenbogen hervortreten. Dieser ganze Vorgang spielt sich in einigen Stunden ab. — Bei dem Vogel sind die verschiedenen Stufen des Schlusses des Medullarrohres gut zu übersehen, weil die Keimhaut gross und also die frühesten Stufen der Entwickelung übersichtlich sind. In der Kopfgegend ist bei einem Entenembryo von ca. 36 Stunden der Schluss erfolgt, nur an dem äussersten Vorderende deutet noch eine kleine Stelle

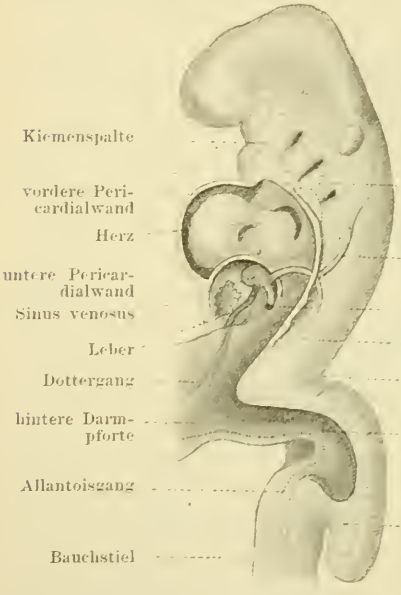


Fig. 122.

Menschlicher Embryo von 3,2 mm Länge. Das Amnion entfernt, der Dottergang enger geworden. Rekonstruktion. Nach His.

Neuroporus. auf die frühere Trennung (Fig. 120), Neuroporus. Bei dem Menschenembryo ebenfalls nachgewiesen. Dabei ist das Vorderende kolbig erweitert und zeigt drei Blasen. Der Schluss erstreckt sich 12—15 Ursegmente entlang, soviel deren entwickelt sind. Bleibt die Bildung der Urwirbel dann zurück, so erweitert sich die Medullarrinne wieder, die Medullarwülste werden niedriger, gehen auseinander, eine rautenförmige Grube bildend, die unter dem Namen Sinus rhomboidalis bekannt ist. Den Schluss der Medullarplatte unterstützt das Mesoderm in der Stammzone. Das mittlere Keimblatt mit den Urwirbeln drängt die Medullarplatten aneinander. Gleichzeitig wird dadurch die Stammzone in zwei Wülste, die Rückenwülste, umgewandelt, welche das Medullarrohr zwischen sich fassen und allmählich bedecken. Sie vereinigen sich dorsal und umschliessen so Hirn- und Rückenmarksrohr von aussen. — In pathologischen Fällen kann der Schluss dieser Rückenwülste unterbleiben, wodurch jener Grad der Spina bifida entstehen kann, bei dem

die hintere Längsnaht des Körpers teilweise geöffnet, das Medullarrohr aber wohlgeformt und geschlossen ist. Hat die krankhafte Störung ihren verderblichen Einfluss früher begonnen, dann ist die Medullarplatte noch nicht vereinigt und kommt zwischen den klaffenden Rückenwülsten unter verschiedenen Formen (Myelocele) zum Vorschein.

Das Herz hat bei dem menschlichen Embryo von 7—10 Urwirbeln schon eine ansehnliche Grösse erreicht; es ragt im Bereich des Kopfes als ein kugeliger Wulst (ventral) aus dem Körper oberhalb des Dottersackes hervor (Fig. 121 u. 122). Mit der Anlage des Herzens ist der Embryo auf einer höheren Stufe seiner Organisation angelangt; jetzt besitzt er jenen motorischen Apparat, der das Material für das Wachstum ununterbrochen durch den Körper treibt. Mit der Sonderung des Darmrohres ist eine primitive Leibeshöhle, ein Cölom (Haeckel), auch Pleuroperitonealhöhle, entstanden, die sich durch den Rumpf erstreckt. Sie beginnt hoch oben am Unterkiefer und endigt tief in demjenigen Gebiet, das später von dem Becken umschlossen wird. Bei der cylindrischen Gestalt des Embryo ist das Cölom ein symmetrischer, mit Urlymphe gefüllter Raum, welcher sich zwischen dem Urdarm und der Körperwand hinzieht (Fig. 123). Dieser Raum sondert sich später in mehrere den Körper und selbst einzelne Organe durchziehende Höhlen, aber wie bei dem Erwachsenen, so hat er auch bei dem Embryo wegen der Füllung mit Organen mehr das Aussehen von Spalten. Schon sehr früh werden einzelne Abteilungen unterschieden:

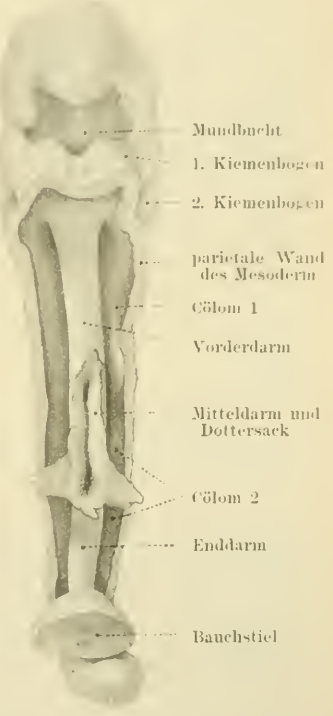


Fig. 123.
Menschlicher Embryo, 2,4 mm Länge. Herz und Dottersack entfernt, Bauchstiel abgeschnitten. Rekonstruktion. Nach His.

1. Das Kopfcölom, auch Perikardialhöhle genannt, ist der zuerst und am meisten ins Auge springende Abschnitt. In ihm befindet sich das Herz eingeschlossen; mit der Entfernung des Herzens vom Kopf wird das Kopfcölom in das Innere des Brustraumes verlegt.

2. Pleurahöhlen heissen die zwei, zu beiden Seiten des embryonalen Herzens, liegenden spaltförmigen Räume, in welche sich die Lungen hineinentwickeln.

3. Zur Peritoneal- oder Abdominalhöhle wird der Rest des Rumpfcöloms. Durch das Auftreten der Leber und des primitiven

Zwerchfelles wird dieser Teil des Raumes, der nunmehr den grössten Teil des Darmrohres und seiner Adnexa enthält, nach vorn abgegrenzt. Noch lange besteht aber eine doppelseitige Kommunikation zwischen der Pleura- und Peritonealhöhle, und deshalb spricht man bei frühen Embryonalstufen auch wohl von einer Pleuro-Peritonealhöhle.

Im Innern des embryonalen Körpers kommt es schon jetzt zur Anlage der Urnieren in Form einiger Urnierenkanäle, allein die Schilderung dieses Vorganges bleibt einem späteren Kapitel vorbehalten.

Rachenhaut.

Obwohl auf dieser Entwickelungsstufe schon manche Fundamentalorgane weiter ausgebildet sind, so ist die ganze Organisation doch noch von einer schematischen Einfachheit. Ein nahezu noch gerades Darmrohr (Fig. 123) durchzieht den Embryo, der seine Nahrung aus dem Dottersack empfängt und damit ist auch das Cölom auf einer niedrigen Stufe. Das Nervensystem befindet sich auf einer nicht minder einfachen Anlage. Noch fehlt der Respirationsapparat und der menschliche Embryo besitzt weder Mund- noch Afteröffnung. Die erstere ist geschlossen durch die Rachenhaut (Fig. 121), eine aus Ekto- und Entoderm bestehende Zellenschichte. Vor der Rachenhaut liegt die Mundbucht, Stomadaeum[1]). Von der Afteröffnung ist nur die spätere Durchbruchstelle fixiert in Form einer dorsal liegenden vertieften Stelle, aber eine ansehnliche Lage von Mesoderm trennt noch das Darmrohr- mit seinem Entodermepithel von dem primitiven Integument. Um eine richtige Vorstellung von dem Aussehen und der Grösse solcher Embryonen zu geben, dient die beifolgende Figur. Nebenan deutet der senkrechte Strich die natürliche Grösse an. Eine vergrösserte Abbildung des Embryo *b* findet sich in Fig. 89 als Vollbild auf S. 169, und als Medianschnitt auf S. 203 in Fig. 122. Auch die Embryonen dieser Grösse sind schon mit dem Chorion durch einen Stiel verbunden (Figg. 121 u. 122). Man hat ihn früher im Hinblick auf die Vorgänge bei den übrigen Amnioten irrigerweise als Allantois gedeutet. Die Allantois ist bei den Vögeln eine birnförmige Blase, die aus dem hinteren Abschnitt des Pleuroperitonealraumes hervorkommt (Fig. 101) und mit dem Enddarm durch einen langen hohlen Stiel in Verbindung steht. Die Öffnung der Allantois liegt an der ventralen Seite des Enddarms. Die Allantoishöhle und die Darmhöhle kommunizieren also miteinander. Dasselbe ist bei dem Menschenembryo der Fall (Figg. 121 und 122). Allantoisgang und Enddarm kommunizieren ebenfalls miteinander an der ventralen Seite des Darmrohres. Die Allantois ist mit Flüssigkeit gefüllt. Dieses

Fig. 124.
Zwei menschliche Embryonen von 2—2,6 mm Länge 3 mal vergr.

[1]) *στόμα*, der Mund.

Organ erhält bald zahlreiche Blutgefässe, welche ein dichtes Kapillarnetz darstellen: sie stehen mit den Arterien und Venen des Embryo in Verbindung, und so entsteht ein vollständiger Kreislauf, Allantoiskreislauf genannt. Die zwei zuführenden Arterien heissen: Nabelarterien (Arteriae umbilicales) und sind Fortsetzungen der terminalen Gabeläste der Rückenaorta. Die eine, selten beide zurückkehrende Nabelvenen (Venae umbilicales) vereinigen sich mit den, vom Dottersack kommenden Dottervenen, und kehren zum Herzen zurück. Die Allantoisblase dehnt sich bei den Vögeln und Reptilien sehr stark aus und erreicht bei den ersteren sehr bald die Luftkammer des Eies. Die Allantois ist das Organ für die Respiration des Embryo. In ihr findet die Aufnahme von Sauerstoff und die Abgabe der Kohlensäure statt. Die eminente Bedeutung dieses Organes für die Sauropsiden liegt auf der Hand. Bei den Säugetieren (hier ist zunächst von der Allantois des Kaninchens die Rede) entsteht die Allantois in verwandter Weise, wie dies eben geschildert wurde. Auch sie stellt eine mit Flüssigkeit gefüllte Blase dar und steht durch einen Gang mit dem Enddarm in Verbindung. Auch sie erhält Blutgefässe und einen Kreislauf, allein ihr übriges Verhalten ist völlig verschieden von demjenigen der Sauropsiden. Das freie Ende der Allantois verwächst nämlich mit einer der Eihüllen des Embryo, mit dem Chorion. Die Gefässe treten dann in Berührung mit den Gefässen der Mutter, welche in der Schleimhaut des Uterus zirkulieren. Es ist also die Allantois, welche vom Embryo her diesen Kontakt der Blutgefässe vermittelt. Ausser den Monotremen und den Marsupialiern haben alle Säugetiere eine wahre Allantoisplacenta und mit ihr einen besonderen Kreislauf, den man bei den Sauropsiden als Allantoiskreislauf, bei den Säugern mit Placenta als Placentarkreislauf bezeichnet. Bei dem Menschen und den Affen kommt es bekanntlich auch zur Entwickelung eines Placentarkreislaufes, allein es wird dieser Kreislauf niemals durch eine im Beginne frei endigende Allantois hergestellt, wie sie die Sauropsiden haben oder die Allantoistiere unter den Säugern besitzen, sondern durch eine verwandte Einrichtung, den obengenannten Bauchstiel, der schon bei den jüngsten Embryonen (vergl. die Figg. 33 u. 34) vorhanden ist. Dadurch entsteht bei dem Menschen bezüglich der ersten einleitenden Schritte für die Herstellung der Verbindung zwischen Mutter und Kind eine bedeutende Modifikation, wenn auch das Fundamentale des Vorganges keine Änderung erleidet.

Allantoiskreislauf

Die jungen sich entwickelnden Tiere höherer Art liegen niemals frei, sondern sind von Fötal- oder Embryonalhüllen umgeben. Die erste Umhüllung des Eies, die noch im Ovarium entstandene Eihülle (Oolemma, Zona pellucida) bleibt während der ersten Entwickelungsvorgänge noch bestehen. Sie erinnert an die bei niederen Tieren vielge-

staltig ausgeprägten Schutzapparate des Eies, besitzt aber für die späteren Stadien keine grosse Bedeutung.

Die embryonalen Eihüllen, das Amnion (Schafhaut) und das Chorion (Zottenhaut) gehen von der Keimblase aus, die ursprünglich die ganze Körperanlage des zukünftigen Wesens in sich begreift, und ihrerseits hervorgegangen ist aus dem Ei, das, wie immer auch beschaffen, den Wert einer Zelle hat. Von dieser Keimblase wird nur ein Teil zum Aufbau des embryonalen Körpers verwendet, der andere wird zu Fötalhüllen und zum Dottersack verbraucht. Das Amnion ist bei dem menschlichen Embryo eine früh vollendete Umhüllung (Fig. 124) in Form einer aus Mesoderm und Ektoderm gebildeten durchsichtigen Blase, welche sich ringsum, über den Rücken des Embryo hinweg, ausbildet. Zwischen ihr und dem embryonalen Körper liegt ein Raum, das ist die Amnionhöhle. Sie ist von Urlymphe erfüllt, Schafwasser genannt. Die Urlymphe des Cölom und des Amnion gehen ineinander über, wie denn auch die beiden Höhlen untereinander zusammenhängen. Embryonen, welche mit keinem oder einem zu weiten Amnion um diese Zeit umhüllt sind, sind pathologisch. Die normale Entfernung zwischen Embryo und Amnion ist aus den Abbildungen Fig. 124 ersichtlich. Das Chorion tritt bei dem Menschen und den meisten Säugern zuerst auf in Form einer besonderen Hülle, welche am Äquator der Keimblase mit Zotten besetzt ist (Fig. 92, S. 162).

II. Menschliche Embryonen bis zum Eintritt der Nackenbeuge, I. Monat.

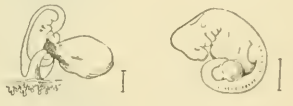
Länge: 2,6—4,2 mm. Alter: 15—21 Tage.

Kiemenbogen und Kiemenspalten, Mundbucht und Labyrinthanlage erscheinen. Der Herzschlauch bildet eine Schleife. Die Extremitätenleiste mit der Anlage der Extremitäten und die Exkretionsorgane tauchen auf. Caudaldarm, dessen Reduktion. Reduktion ist auch schöpferisch wirksam. Rückbildung also nicht immer Rückschritt.

Embryo heisst das junge Geschöpf, solange noch Fundamentalorgane, wie Ursegmente, Kiemenbogen und Kiementaschen, Wolffsche Leiste und dergleichen bemerkbar sind, also noch viele Merkmale gemeinsamer Organisation schon bei äusserer Betrachtung vorliegen. Die Entscheidung, ob ein bestimmter Embryo vom Menschen stamme, ist im Hinblick auf diese, allen Vertebraten zukommenden Eigenschaften erschwert. Noch bei einer Länge von 12—13 mm sieht ein menschlicher Embryo so aus, dass nur der erfahrene Forscher ihn unbedingt als solchen erkennen wird. Bei einer Länge von 16 mm am Schluss des zweiten Monats wird dagegen die Form auch für den unbefangenen Beobachter die spezifisch menschlichen Merkmale deutlich hervortreten lassen.

Von dieser Zeit angefangen heisst das junge Geschöpf in der Regel nicht mehr Embryo, sondern Fötus.

Der cylindrische Körper des menschlichen Embryo erfährt in dieser Entwickelungsstufe zwischen dem 15. und 21. Tage zwei entgegengesetzte Krümmungen. Die erste besteht in einem tief konkaven, eingeknickten Rücken (Fig. 122) vorzugsweise dort, wo der mittlere Abschnitt des Rumpfes am Dottersack befestigt ist. Aus dieser Knickung, die nur menschliche Embryonen, soweit die Erfahrungen reichen, in solch hohem Grade durchmachen, geht der Rücken dann in die entgegengesetzte Krümmung über. Der Embryo bekommt eine konvexe Rückenlinie, die in der Gegend der späteren Medulla oblongata so stark wird, dass von dort aus die Kopfachse fast in rechtem Winkel von der Rumpfachse abweicht. Der Nacken springt dann höckerartig vor und ventral dringt eine tiefe Furche ein, daher der Name: Nackenbeuge. Nackenbeuge. Diesen auffallenden Unterschied prägen die kleinen Figuren deutlich aus, welche der besseren Vergleichung wegen nebeneinander gesetzt wurden (Fig. 125). Links ist der Rücken im Vergleich zu rechts noch fast gerade, rechts ist er dagegen schon stark gekrümmt: der Nacken springt am meisten hervor.



15 Tage, 2,6 mm 21 Tage, 4 mm

Fig. 125.

Der Strich nebenan giebt die nat. Grösse an.

His[1]), der dieses Verhalten der Körperform an menschlichen Embryonen aufgedeckt hat, glaubt, dass sich der Übergang dieser konkaven Biegung in die spätere konvexe rasch vollzieht. Die Zwischenstufen fehlen, um schon jetzt alle Einzelheiten beurteilen zu können. Der Grund der Krümmungen ist noch nicht aufgedeckt. Die gestreckte Körperform ist offenbar alt ererbt, warum aber, von den Reptilien angefangen, alle Amnioten sich eine Zeitlang zusammenkrümmen, um sich dann wieder zu strecken, lässt sich nicht so leicht erklären. His sieht als eine der Grundbedingungen Spannungswirkungen des Amnion an. Raummangel in den Eihüllen spielt offenbar eine Rolle, denn auch bei Fischen und Amphibien kommen Krümmungen vor, jedoch nach der Fläche (siehe Fig. 22).

An der Körperform solcher Embryonen sind schon jetzt viele Organanlagen deutlich von aussen erkennbar. Hirn und Gesichtsschädel, Auge und Ohr, Ober- und Unterkiefer, Brust- und Bauchorgane u. s. w. lassen sich in ihrer schematischen Vereinfachung mehr und mehr erkennen und kaum beachtete Vorsprünge und Vertiefungen enthalten schon die Andeutungen späterer, wichtiger und umfangreicher Organe.

Mit dem Embryo wächst der Dottersack, aber er setzt sich von dem Embryo durch einen verschmälerten „Dottergang" deutlich ab. Siehe Fig. 125 links. Der mittlere Abschnitt des Rumpfes liegt im Anfang dieser Periode noch flach auf dem Dottersack. Der Darm bildet

[1]) His, Anatomie menschlicher Embryonen. Bd. 2. S. 36.

dort eine Rinne, die Darmrinne. Er kommuniziert direkt mit der Höhle des Dottersackes. Die Ränder dieser Verbindung, an denen die Darmwand in diejenige des Dottersackes übergeht, heissen der „Darmnabel".

Das Centralnervensystem, das sich jetzt geschlossen hat, ist in seine primitiven Abteilungen gegliedert. Die Hirnanlage ist nämlich zu drei blasenförmigen Anschwellungen vergrössert, die als Vorderhirn-, Mittelhirn- und Hinterhirnbläschen (Fig. 126) unterschieden werden. Der Rückenmarkstrang ist dadurch deutlich abgesetzt geworden, allein das Übergangsstück, das Nachhirn (die spätere Medulla oblongata) ist noch so unbestimmt begrenzt, dass die Grenze zwischen Gehirn und Rückenmark noch nicht feststellbar ist. Das Rückenmark schliesst sich von hinten nach vorn, bleibt aber bei dem Menschen in einer kleinen Strecke am Lendenteil noch spaltförmig geöffnet. Es ist dies die nämliche Stelle, welche auch beim Vogel längere Zeit offen bleibt und dort als Sinus rhomboideus bezeichnet wird. Mit dem Schluss des Centralnervensystems nehmen die Hirnbläschen sofort beträchtlich an Umfang zu. Es verdickt sich die Medullarplatte, aus der die Blasen bestehen, aber auch die Cerebro-Spinalflüssigkeit im Innern nimmt zu. Diese Vergrösserung führt eine beträchtliche Zunahme des ganzen Kopfes herbei und giebt ihm ein ansehnliches Übergewicht über den Rumpf, das durch das Auftreten der Sinnesapparate noch gesteigert wird. — Zuerst ist äusserlich erkennbar das paarige Labyrinthgrübchen, eine kleine schüsselförmige Vertiefung im Bereich des Hinterhirnbläschens (Fig. 127). Gegen das Ende dieser Entwickelungsreihe hat sich das Labyrinthgrübchen bereits zu einem kleinen Bläschen, dem Labyrinthbläschen, geschlossen.

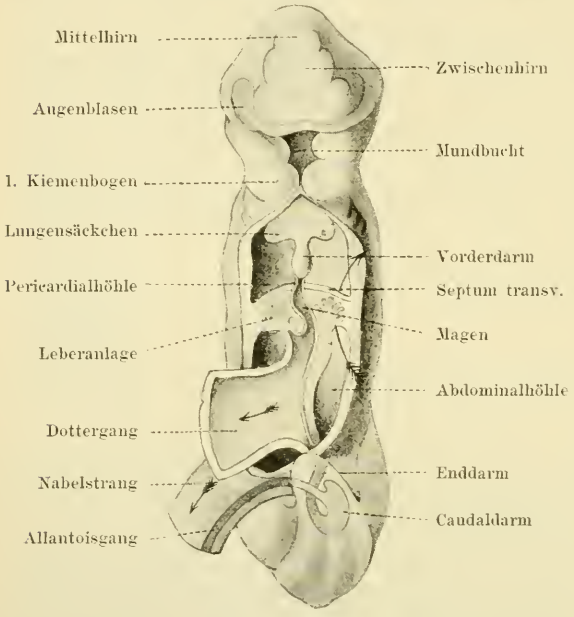


Fig. 126.

Menschlicher Embryo von 4,2 mm Länge. Alter etwa 21 Tage. 20 mal vergr. Das Herz und die Membrana reuniens anterior entfernt, das Darmrohr oberhalb des Dotterganges geöffnet. Rekonstruktion. Nach His.

Die primitive Augenblase, eine Ausbuchtung des Vorderhirnbläschens, ist an ihrem Ursprung schon tief eingeschnitten und drängt an der Seitenfläche des Kopfes das Mesoderm in Form eines kleinen Hügels hervor (Fig. 126). Kiemenspalten durchbrechen die Seitenwand und Kiemen- oder Visceralbogen, spangenartige Stücke, trennen die einzelnen Spalten. Diese Bezeichnung Kiemenbogen rührt davon her, dass bei den Fischen und noch bei den Amphibien die (homologen) Gebilde, die Organe der Atmung, die Kiemen tragen. Trotz der bedeutenden Änderungen in der Funktion dieser Gebilde hat bei dem Menschen doch der, in den Kopf eingeschlossene Teil des Vorderdarms noch respiratorische Bedeutung, nämlich die Nasenhöhle. Der erste, noch mit einem Fortsatz, dem Oberkieferfortsatz, versehene Bogen heisst Mandibularbogen. Aus seinen Mandibularbogen.

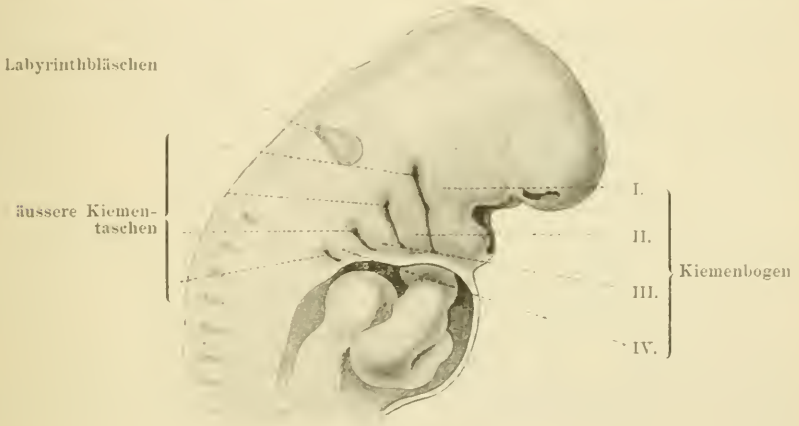


Fig. 127.
Vorderrumpf eines menschlichen Embryo von 4,2 mm Länge. 30 mal vergr. Von der Seite gesehen. Die primitive Perikardialhöhle geöffnet, der Herzschlauch sichtbar. Rekonstruktion. Nach His.

Derivaten geht der grösste Teil des Gesichtes hervor. Der zweite wird Hyoidbogen genannt, seine Teile treten in die innigsten Beziehungen zu dem Zungenbein. Die folgenden Bogen werden als 1. und 2. Branchialbogen oder als 3. und 4. Kiemenbogen aufgeführt. Bei den Amnioten, namentlich den Säugern, brechen die Spalten nicht mehr vollständig durch, wie dies bei den Anamnien (Fischen und Amphibien) der Fall ist. Man spricht wegen dieses Unterschiedes vorzugsweise von Kiementaschen und behält den Ausdruck „Spalten" nur für jene mit vollständigem Durchbruch[1]). Hyoidbogen.

[1]) Die Zahl der Embryonen aus dieser Entwickelungsstufe ist nicht gross. Gleichwohl hat die Vervollkommnung der Technik, namentlich die in vergrössertem Maasstabe von His, Born, Selenka u. A. ausgeführte Rekonstruktion, der in feine Schnitte zerlegten Embryonen, reiche Belehrung gebracht, welche durch die vergleichenden Untersuchungen einen hohen Grad von Sicherheit bezüglich vieler schwieriger Fragen erreicht hat.

Mundbucht. Seit der Kopf sich von der Keimblase abgeschnürt hat, ist die primäre Gestalt des Gesichtes in Form einer Vertiefung zu erkennen, als sog. Mundbucht (Fig. 128). Ihre Grenzen sind oben das von dem Mesoderm der Kopfplatten umhüllte Vorderhirnbläschen. Dieses ist schon soweit vornüber gebogen, dass es die spätere Stirn jetzt andeutet und auch als solche bezeichnet wird. Sie überragt als kugelig gerundeter Wulst den Eingang zur Mundbucht. Letztere wird zu beiden Seiten von dem Mandibularbogenpaar begrenzt und zwar von seinen ziemlich hohen Oberkieferfortsätzen, so genannt, weil sich aus ihnen der Oberkiefer, im streng anatomischen Sinn aufgefasst, also das Gebiet das Os supramaxillare mit seinen Weichteilen entwickelt.

Die Begrenzung der Mundbucht nach unten geschieht durch den ausgedehnten, in der Mittellinie durch eine Furche abgeteilten Mandibularbogen. Der Eingang zu der Mundbucht ist auf dieser Entwickelungsstufe sehr hoch. Er wird später niedriger, weil der Mandibularbogen gegen die Stirn emporsteigt, und diese ihrerseits einen Fortsatz ihm entgegenschickt, den Stirnfortsatz. Die Mundbucht ist nach hinten geschlossen. Erst durch das Schwinden einer dünnen Rachenhaut öffnet sie sich dann in den Kopfdarm. Nach abwärts grenzt sich der Mandibularbogen durch die erste Kiementasche ab (Fig. 127). Bei den jüngsten Embryonen dieser Entwickelungsstufe ist das Herz nicht mehr gestreckt, sondern bildet eine stark hervortretende Schleife, deren Konvexität nach vorn gerichtet ist. Das Aortenende liegt noch dicht an dem Unterkieferbogen. Es ist vom Amnion noch nicht völlig umschlossen und seine vordere Fläche ist nur von der Perikardialplatte gedeckt. Das Amnion verlässt seitlich diese Platte, ohne bis zur vorderen Mittellinie vorzudringen.

Die Urwirbel haben sich beträchtlich vermehrt, doch ist ihre volle Zahl noch nicht erreicht: sie fehlen noch in dem hinteren Ende. Ihre Entwickelung hat aber die früher flach ausgebreitete Stammzone in eine mehr gerundete verwandelt, die durch ihre dorsale Ausdehnung das Medullarrohr umschlossen hat. Ähnlich hat sich die Parietalzone verändert, auch sie hat sich, freilich in entgegengesetzter Richtung (bauchwärts) gekrümmt, um später Herz und Darmrohr zu umschliessen. Allein dieser Schluss erfolgt langsam, noch längere Zeit bleibt die Parietalzone klaffend wegen des mit dem Darmrohr verbundenen Dottersackes, der weit hervorhängenden Herzschleife und dem aus dem Beckenende hervortretenden Bauchstiel. Auf dieser ganzen Linie bleibt die embryonale Rumpf- oder Bauchspalte noch kurze Zeit (wenige Tage) erhalten. Diese Spalte führt zwischen Körperwand und Darmrohr in das Cölom bei allen Amnioten (Fig. 122). Unterdessen wurde die Parietalzone in zwei Längszonen geteilt, eine mediale, welche weit nach vorn reicht und sich strangartig wie eine Leiste aus der Körperwand erhebt. Es

Bauchspalte.

ist dies die Extremitätenleiste oder, wie sie nach ihrem Entdecker genannt wird, die Wolffsche Leiste. Die erstere Bezeichnung rührt davon her, dass bestimmte Abschnitte von ihr durch Auswachsen die Extremitäten bilden. Diese Leiste erstreckt sich dem ganzen Rumpf entlang, an zwei Stellen wird sie dicker und erhebt sich erst hügel-, dann schaufelartig. Bausteine für Entstehung von Gliedern sind also anfangs in der ganzen Länge des Rumpfes vorhanden und bei manchen Fischen, z. B. den Rochen, wird die ganze Strecke für die Herstellung einer einzigen grossen Gliedmasse auf jeder Seite verwendet; allein bei anderen Verwandten dieser Klasse und dann in allen übrigen Klassen vergrössern sich nur bestimmte Strecken. So mannigfaltig auch die Bewegungsorgane sein mögen, wie der Arm des Menschen, die Flosse des Delphins oder der Flügel des Vogels, sie beginnen mit der nämlichen Grundlage, sind Auswüchse der Extremitätenleiste.

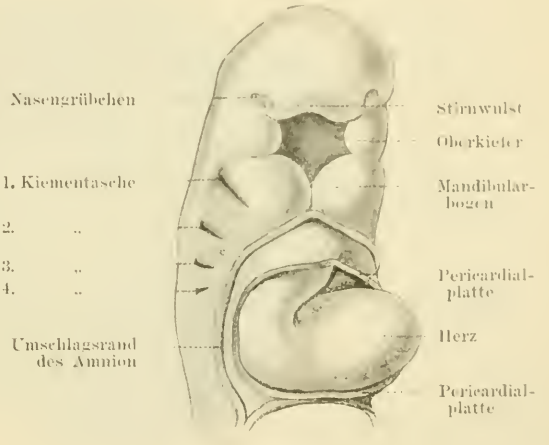


Fig. 128.

Vorderrumpf eines menschlichen Embryo. Länge 4,2 mm, etwa 21 Tage alt. 30 mal vergr. Der Herzschlauch ist freigelegt. Rekonstruktion. Nach His.

Im Beginn dieser Entwickelungsstufe ist äusserlich die Extremitätenleiste noch nicht zu erkennen, allein bei Embryonen von 4,2 mm Länge und einem Alter von 21 Tagen sind nicht allein die Leisten, sondern auch die Extremitätenanlagen deutlich erkennbar. Die Extremitäten stellen schaufelförmige Anhänge dar (Fig. 129). Wichtig ist die Thatsache, dass sich in diese longitudinalen Wolffschen Leisten, übereinstimmend mit den Urwirbeln und von diesen ausgehend, Fortsätze einsenken. Auf der ganzen Strecke des embryonalen Rumpfes, der zwischen den Extremitätenanlagen sich befindet, bildet sich die Extremitätenleiste zurück. Die Parietalzone ist, soweit sie nicht zur Bildung der eben erwähnten Leiste verwendet wurde, ansehnlich vergrössert, und stellt nun die Brust- und Bauchwand des Embryo dar, freilich noch in einem sehr unvollkommenen Zustande. Denn, wie schon erwähnt, klafft die Cölomwand noch als Bauchspalte oder „Leibesnabel" vom Mandibularbogen bis zu dem Allantoisstiel am Beckenende (Fig. 122).

Das Darmrohr lässt bei äusserer Betrachtung manche Ver-

änderungen erkennen, die an ihm seit der ersten Gliederung im Vorder-, Mittel- und Hinterdarm entstanden sind. Dies gilt namentlich von den Embryonen mit starker dorsaler Knickung. Das Darmrohr macht diese Knickung mit, wie die Fig. 130 wohl erkennen lässt. Vorder- und Hinterdarm sind geschlossen! Der Vorderdarm erstreckt sich als blind endigender Gang in den Kopf und wird von der Rachenhaut verschlossen. Erst nach ihrem Durchbruch kann er in der Mundbucht ausmünden. Schon jetzt ist es notwendig, an dem Vorderdarm das Dach, die Vorderwand und die Seitenwände zu unterscheiden, denn an all diesen Stellen tauchen neue Merkmale auf, welche für die Zukunft des Organismus von Bedeutung werden. Die Rachenhaut, als Begrenzung des Kopfdarms nach vorn,

Rachenhaut.

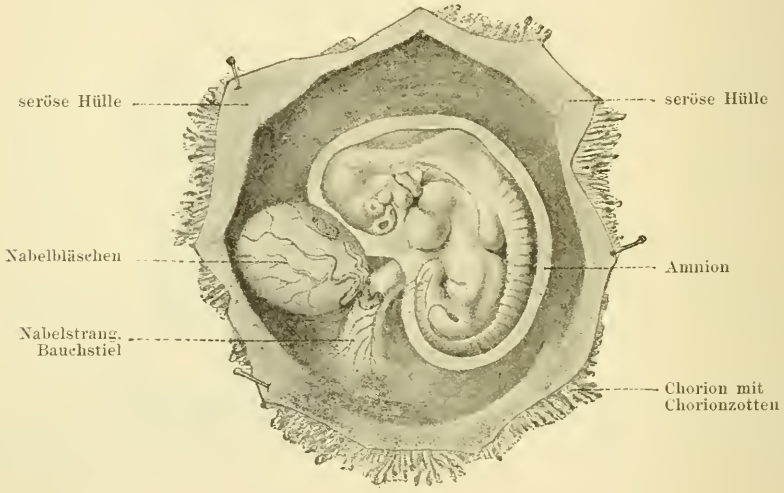


Fig. 129.

Menschlicher Embryo von 7 mm Länge, etwa 30 Tage alt, 5 mal vergr., mit den Eihäuten. Die Urwirbel in grosser Zahl entwickelt, die Extremitäten auf der Wolffschen Leiste als Anschwellungen erkennbar.

erstreckt sich von der Mundfläche des Mandibularbogens zur Decke des Mundrachenraumes, so heisst dieser Raum auf einer späteren Stufe des Embryonallebens so lange, bis der harte und weiche Gaumen entstanden sind und den noch ungeteilten Raum mit einem Teil des Vorderdarms in eine Mund- und in eine Nasenhöhle getrennt haben. Dort, wo sich die Rachenhaut an dem primitiven Rachendach befestigt, entstehen zwei spitz auslaufende taschenartige Vertiefungen. Die vordere trägt den Namen Rathkesche Tasche. Ihre Stelle vertieft sich mehr und mehr, zieht sich zipfelartig aus und das in der Mundbucht vorhandene Ektoderm dringt, begünstigt durch noch andere Umstände, bis in die Schädelhöhle, um dort den Vorderlappen der Hypophysis zu bilden, der auch als der glandulare Teil dieses Hirn-

anhanges bezeichnet wird. Von der Rathkeschen Tasche aus entsteht also durch Vordringen des Ektoderms eine Verbindung von Medullarrohr und Darmrohr. Sie wird erreicht bei dem Menschen erst um die fünfte Woche des Embryonallebens[1]. Die Verbindung zwischen Rathkescher Tasche und Zwischenhirn hat anfangs die Form eines Ganges, Hypophysengang genannt, der noch längere Zeit mit der Mundhöhle in Verbindung bleibt. Rathkesche Tasche

Eine Persistenz des Hypophysenganges ist bisweilen zu beobachten[2]. Die pathologisch-anatomischen Prozesse haben ihren Sitz mit seltenen Ausnahmen im Vorderlappen der Hypophysis und bestehen grösstenteils in Neubildungen. In Hinsicht auf den anatomischen Bau zeigt dieser glandulare

Fig. 130.

Sagittalschnitt durch einen menschlichen Embryo von 2,15 mm Länge. Das Darmrohr oben und unten geschlossen. Rekonstruktion. Nach His.

Teil der Hypophysis grosse Ähnlichkeit mit der Glans thyreoidea, auch stimmen manche pathologisch-anatomische Vorgänge dieser beiden Organe in auffallender Weise überein. Die häufigste Geschwulst der Hypsophysis setzt sich zusammen aus einer oder mehreren Cysten mit gallertartig-kolloidem Inhalt. Virchow bezeichnet diese Art von Neubildung mit dem Namen Struma primitiva[3]. Ob der Hypophysengang mit der Bursa pharyngea (Luschka), welche weiter zurück zwischen den Wülsten der Rachentonsille liegt, irgend etwas zu thun habe, ist noch nicht endgültig festgestellt. Nach W. Müller, Ganghofner, Froriep und Schwabach[4] fehlt ein genetischer Zusammenhang. Der Hypophysengang hat eine ebenso lange historische Vergangenheit

[1] v. Mihalkovics, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 11. 1875. — [2] Suchanék, Zeitschr. f. Ohrenheilk. 1889. — [3] Heusser, J., Virchows Arch. 110. Bd. S. 137. 1887. — [4] Schwabach, Sitzungsber. der Berl. Akad. S. 555. 1888; und Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 37. S. 187. 1888.

wie der Canalis neurentericus. Er kommt schon bei den Selachiern vor. Dort erhält er sich zeitlebens und stellt einen Kanal dar, der die Schädelbasis durchbohrt. Er kommt dann bei den Amnioten vor und zeigt dadurch, mit welcher Zähigkeit die Natur alte Einrichtungen festhält, deren Nutzen für den Menschen und wohl auch für die Sauropsiden und die Säuger ein höchst problematischer ist. Schon während des frühen Embryolebens schliesst sich der Gang; von dem in die Schädelhöhle eingedrungenen Abschnitt des Mundhöhlenepithels kennt man bis jetzt nur Wachstumsvorgänge, welche für die pathologische Anatomie Interesse haben.

Seessel-sche Tasche.

Die zweite taschenartige Vertiefung liegt hinter dem Ansatz der Rachenhaut an dem Dach der Mundbucht. Sie heisst die Seesselsche Tasche[1]) (Fig. 130). Die Thatsache, dass das Darmrohr anfangs nicht nach aussen mündet, sondern durch eine Rachenhaut verschlossen ist, hat noch keine befriedigende Deutung gefunden. Unterdessen hat man der von Ektoderm ausgekleideten Mundbucht den Namen Stomadaeum gegeben, um damit auf den Zusammenhang mit verwandten Erscheinungen hinzuweisen. Bei Ascidien liegt diese Grube auf der Rückenfläche und wird zur bleibenden Mundhöhle. In der Larve von Amphioxus soll sie sich unsymmetrisch anlegen. Bei den Wirbeltieren entsteht der Mund durchweg auf der Bauchseite des Kopfes hinter der Gegend des Vorderhirns durch Einstülpung des Ektoblast. Die trennende Wand wird stets schon auf früher Entwickelungsstufe durchbohrt, und bei den höheren Wirbeltieren geht jede Spur einer solchen Scheidung verloren.

In pathologischen Fällen kann sich die Scheidewand erhalten und dann sich auch vergrössern: Pharynx imperforatus. Man kennt verschiedene Formen: Der Pharynx endigt als Blindsack in der Nähe der Cartilago cricoidea und ist nur durch einen soliden Strang mit dem Ösophagus verbunden; der Ösophagus kommuniziert in solchen Fällen durch eine rundliche Öffnung mit der Luftröhre. In anderen Fällen wird die Verbindung zwischen Stomadäum und Ösophagus richtig hergestellt, allein an dem Vereinigungspunkt bleibt ein Diaphragma zurück mit einer centralen Öffnung[2]). Nachdem das Stomadäum bei dem Menschen und den Säugern oben bis zur Rathkeschen Tasche reicht, öffnen sich die hinteren Nasenlöcher unzweifelhaft in seinem ursprünglichen Bereich, und das Internasalseptum trennt später diesen Raum in zwei Kanäle[3]).

Die Seitenwand des Kopfdarms wird bei Fischen und Amphibien von den Kiemenspalten durchbohrt, bei den Amnioten kommt der Durchbruch nur noch teilweise zustande; stets erscheinen aber taschenartige Einschnitte, welche von dem Entoderm ausgekleidet werden. Aus diesem entodermalen Epithel gehen die Anlagen für die Thymus und die Thyreoidea hervor. Diese Taschen erhalten schon aus diesem Grunde eine weit in die spätere Zukunft des Organismus eingreifende Bedeutung. Die einzelnen Abschnitte der entodermalen Taschen ver-

[1]) Seessel, Arch. f. Anat. 1877. — [2]) Bei Sutton, Lancet 18. Febr. 1888. S. 310. — [3]) Balfour, Vergl. Embryologie. Bd. 2. S. 696.

halten sich nicht gleich. Man muss für spätere Betrachtungen eine ventrale und eine dorsale Bucht an jeder Kiementasche unterscheiden und diese wieder von dem mittleren Stück trennen (Fig. 127).

Die Vorderwand des Kopfdarms zeigt schon auf den Anfängen dieser Entwickelungsperiode die Vorbereitung zu der Entstehung des Respirationsapparates. Eine unpaare Leiste erhebt sich, welche eine kurze Strecke der Vorderwand entlang zieht und dann abgerundet endigt. Sie nimmt ihren Anfang unterhalb der dritten Kiementasche. In dieser Höhe befindet sich später die Stelle des Kehlkopfeinganges. Das abgerundete Ende dieser Leiste stellt die Lungenanlage dar. Dieser Blindsack liegt dicht hinter dem unteren Ende des Vorhofes (Figg. 131

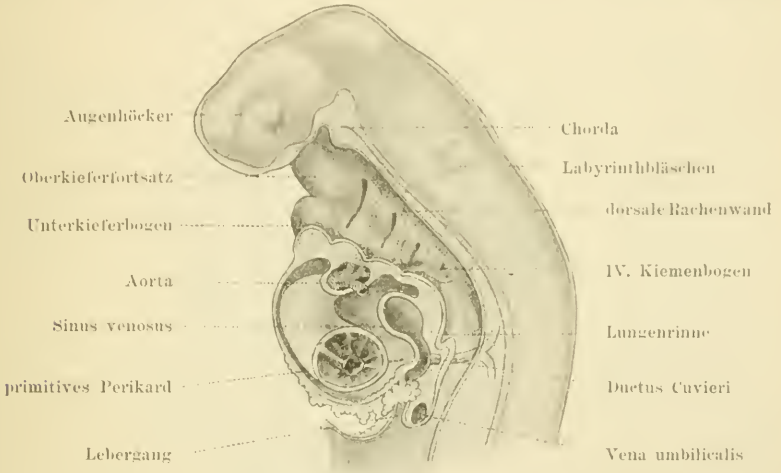


Fig. 131.
Medianschnitt durch den Vorderrumpf eines menschlichen Embryo von 4.2 mm Länge. Rekonstruktion. Nach His.

und 126). Auf einem Sagittalschnitt erscheint das eben geschilderte Gebilde als Rinne, Lungenrinne genannt.

Die Lungen haben eine weite Kommunikation mit dem Darmrohr. Der Darm nimmt im Anfang mehr als $^1/_4$ von der Weite des Cölom ein, obgleich er sich bedeutend verlängert. Dicht an der Stelle, wo das Rohr des Vorderdarms in den Raum des Dottersackes übergeht, die vordere Darmpforte genannt, entsteht jetzt der Lebergang und damit die Anlage der Leber. Die grösste Drüse des menschlichen Körpers und der Kranioten hat auch einen beträchtlichen Anfang. Baer nannte ihn (Fig. 131) im Werden kolossal gegen die spätere Zeit. Daran erkennt man ihn an allen Embryonen. Die Zellen des Entoderm begrenzen den Gang, der sich an seinem blinden Ende rasch erweitert und aussen von visceralem Mesoderm umhüllt wird. Sogleich bei seinem

Vordere Darmpforte.

Entstehen beteiligt sich Mesoderm. Dies ist eine allgemeine Regel, welche für alle Drüsen gilt, sei es, dass sie im Bereich des Ektoderm oder sei es, dass sie im Bereich des Entoderm entstehen. Je grösser die Drüse, desto deutlicher tritt die unerlässliche Verbindung der beiden Keimblätter für den Aufbau hervor. An dem Vorderdarm ist auch die Stelle bestimmt, aus der der Magen hervorgeht (Fig. 130) Zwischen Lungen- und Leberanlage befindet sich eine geringe Erweiterung. Durch Vergrösserung wird aus ihr der Magen. Die Grenze des Vorderdarms mit dem Mitteldarm befindet sich an der Verbindungsstelle der Leber mit dem Darmkanal. Das ist die sicherste, auch auf die vergleichende Forschung begründete Trennung. In der Kürze des Vorderdarms bei dieser Stufe und der folgenden liegt noch ein Hinweis auf einen niederen Zustand

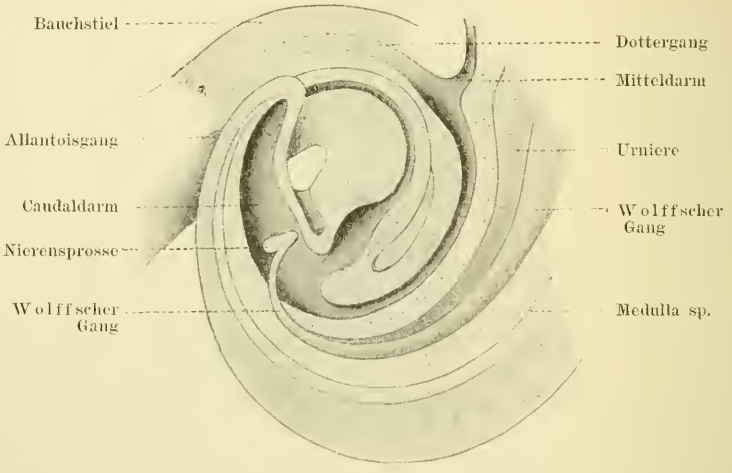


Fig. 132.
Hinteres Körperende eines menschlichen Embryo von 5 mm Länge, 25 mal vergr., mit dem Caudaldarm auf der Höhe seiner Entwickelung. Rekonstruktion. Nach His.

vor. Der Mitteldarm erstreckt sich von dem unteren Rande des Leberganges bis zu dem Beckenende des Embryo. Eine bestimmte Grenze ist jetzt noch nicht wahrzunehmen, sie taucht erst später auf. Die vordere Abteilung des Mitteldarmes ist um den Anfang dieser Periode noch in weiter Verbindung mit dem Dottersack, die hintere ist bereits zu einem Rohr geschlossen. Die hintere Darmpforte führt in den geschlossenen Teil (Fig. 130) hinein. Der Enddarm liegt in dem Rumpfende, in dem Bereich des späteren Beckens und heisst deshalb auch Beckendarm. Er ist noch geschlossen wie der Vorderdarm. Dieses Darmstück ist in der Rinne zwischen der dorsalen Fläche des Bauchstieles und dem Körperende zu sehen. An dem Beckendarm sind zwei Teile (Figg. 130 und 132) zu unterscheiden. Der obere Ab-

Hintere Darmpforte.

schnitt steht in Verbindung mit dem Allantoisgang und nimmt die Ausführungsgänge der Urnieren auf. Der untere Abschnitt bildet einen blind endigenden Sack, der sich tief bis in das schwanzförmige Ende des Körpers hineinsenkt. Er erstreckt sich hinter den später sich bildenden After zurück und wird in der vergleichenden Anatomie als Postanal- oder Caudaldarm bezeichnet (Fig. 132). Dieses seltsame Darmstück erfährt bei den menschlichen Embryonen sehr früh eine teilweise Rückbildung. Die Säuger und die Amnioten verhalten sich in der nämlichen Weise. Bei den Ichthyopsiden erfährt der Caudaldarm eine ungleich stärkere Entwickelung, geht jedoch auch hier im weiteren Verlauf eine regressive Metamorphose ein[1]). Caudal darm

Der Schwanzdarm ist also auch ein Organ, das eine lange Geschichte hinter sich hat; ob er jemals eine höhere physiologische Bedeutung besass, ist unbekannt. Der Prozess der Rückbildung greift bei dem Menschen und den Wirbeltieren an verschiedenen Stellen ein, doch ist der Grund dieser Erscheinung noch nicht genügend aufgeklärt. Variabilität, blosse Fähigkeit zu fast unbegrenzter Abänderung macht, dass Reduktion als formbildende Erscheinung auftritt, obgleich dies auf den ersten Augenblick paradox klingt. Die Rückbildung der Zehen, ja der ganzen Extremitäten bedingt den Charakter der fusslosen Gymnophionen unter den Amphibien, den der Schlangen und der Delphine. Mit der Vermehrung der Wirbel wurde die Gebrauchstähigkeit der Extremitäten bei den Schlangen illusorisch, ohne dass doch die Beweglichkeit vermindert worden wäre. Die Reduktion der Zehen führt bei den Ungulaten schliesslich zur Beseitigung aller Zehen bis auf eine einzige. Die Einhufer haben streng genommen nur eine einzige brauchbare Zehe sich erhalten, die andern sind entweder völlig verschwunden oder nur noch rudimentär vorhanden und doch ist das Pferd der schnellste Renner. So ist die Zahl der Kiemen mehr und mehr zurückgebildet worden. Die Notitamden sind mit mehr Kiemen versehen (6 und 7), während die Haifische nur fünf besitzen. In der letzten Zeit sind einige Anzeichen gefunden worden, dass Spuren mehrerer Kiemenspalten bei den Amnioten während der Entwickelung auftauchen. Bei der Reduktion ist ferner besonders wichtig, dass die Organe nicht immer einfach aus dem Leben der Art verschwinden, sondern oft in den Dienst von anderen Apparaten übergehen. Rückbildung ist deshalb nicht notwendig auch Rückschritt. In manchen Fällen kommen während der Ontogenie solche verlorene Organe auf kurze Zeit wieder zum Vorschein. So hat Born[2]) an Embryonen von einem fusslosen Lacertilier, der Blindschleiche, die Anlage frei hervorstehender Extremitäten während der Embryonalperiode festgestellt. Bei einigen Schlangen finden sich bekanntlich zu beiden Seiten des Afters kleine, mit je einer Klaue versehene Hervorragungen; „Afterklauen". Sie entsprechen abortiv gewordenen Extremitätenstummeln, welche in den Dienst der Begattung als Hülfswerkzeuge getreten sind. Bei fusslosen Amphibien (der ceylonesischen Blindwühle)[3]) tauchen ebenfalls während der Entwickelung die Zeichen von Extremitäten auf, ebenso bei den Delphinen rudimentäre, hintere Extremitäten. Alle diese Erscheinungen sind für die

1) Wiedersheim, Lehrbuch der vergl. Anatomie. 2. Aufl. 1886. S. 477. — 2) Born, Zool. Anz. Nr 150. 1883. — 3) P. und F. Sarasin, Ergebnisse wissensch. Forschungen auf Ceylon. 1. Heft. Wiesbaden 1887. Guldberg, Anat. Anz. 1894. S. 92; und Guldberg, G. und Nansen, Fr., Bergens Museum Bd. 5. 1894. 4°.

Feststellung der genealogischen Verwandtschaft von grossem Werte. Dies ist unzweifelhaft auch mit dem Schwanzdarm der Fall, der bei den Selachiern, den Amphibien, den Sauropsiden und Säugern vorkommt, noch bei dem Menschen zu ansehnlicher Grösse sich entwickelt, um dann teils einer Reduktion zu verfallen, teils bei dem Aufbau des Urogenitalapparates verwendet zu werden. Teratologische Bildungen sind an dem Schwanzdarm noch nicht beobachtet. Jedoch im Bereich des Proktodäum kommen solche vor. Vollkommenes Fehlen des Anus, also Ausbleiben der ektodermalen Einstülpung für Eröffnung des Enddarms findet sich nicht allzu selten. Hierüber siehe das Kapitel Rektum und Anus.

Auf dieser Stufe der Entwickelung wird auch die Grundlage für den späteren Harn- und Geschlechts-Apparat geschaffen. Er entwickelt sich bekanntlich aus einem gemeinsamen Organ, das etwa zu der Zeit, wann eben die Extremitätenanlagen auftreten, im Innern des Körpers entsteht. Die seltsame Vereinigung zweier so verschiedener Apparate wird nur verständlich durch die Vergleichung mit der Organisation bei den niederen Tieren. Das bei ihnen Bleibende tritt bei dem Menschen und den Amnioten vorübergehend auf und bezeichnet Durchgangsstufen, welche nur mit Hülfe der vergleichenden Anatomie verständlich werden. Es ist deshalb die Anlehnung an diese Wissenschaft vor allem geboten. Unter solcher Voraussetzung ist hier die Rede von dem Exkretionssystem des Menschen und seinen Genitalgängen. Das Exkretionssystem besteht aus drei verschiedenen Drüsenkörpern und ihren Ausführungsgängen. Es sind dies

1. Ein kleiner Drüsenkörper, der weit vorn liegt und deshalb meistens Kopfniere oder Vorniere heisst. Nach Lankesters Vorgang wird er auch Pronephros genannt.

2. Der Wolffsche Körper, die Urniere oder der Mesonephros (Fig. 132 teilweise sichtbar). Der Ausführungsgang des Wolffschen Körpers heisst der Wolffsche oder Mesonephrosgang (Fig. 132). Er zerfällt nach einiger Zeit seines Bestehens in zwei Gänge, von denen der eine den Namen Wolffscher Gang behält, während der andere als Müllerscher Gang bekannt ist.

3. Die Dauerniere oder der Metanephros. Dieses Organ findet sich in vollkommen ausgebildeter Form nur bei den Amnioten. Sein Ausführweg ist ein Auswuchs vom Wolffschen Gang (Fig. 132), als Nierensprosse bezeichnet. Die genannten Gebilde werden bei keinem heutigen ausgewachsenen Wirbeltier in voller Thätigkeit nebeneinander angetroffen, obgleich sie sich in gewissen Embryonen alle beisammen finden. Auch vom Menschen ist das Vorhandensein aller schon behauptet worden.

Bis zum Anfang der vierten Woche, also in sehr kurzer Zeit, ist die Grundlage aller Organe des erst 4½—6 mm langen Embryo fertig (Figg. 126 u. 129). Er besitzt ein mit Fruchtwasser ge-

fülltes Amnion, das ihn von der serösen Hülle und dem Chorion trennt. Der Darm und die Rumpfhöhle sind bis auf die Nabelöffnung geschlossen. Der Embryo steht mit seinen Hüllen und mit denen der Mutter nur durch einen Strang, den Nabelstrang, Funiculus umbilicalis, in Verbindung, welcher noch den Stiel des Dottersackes enthält. Dieser Nabelstrang wird vom Amnion mit einer enganliegenden Scheide, wie schon früher erwähnt, überzogen.

III. Menschliche Embryonen, I. Monat.

Länge: 5—7½ mm. Alter: 21—30 Tage.

Der Körper ist stark zusammengekrümmt, vier Kiemenbogen sind entwickelt. Der Dottersack, gestielt, heisst jetzt Nabelblase (Nabelbläschen), Vesicula umbilicalis. Körperschluss. Verwachsung getrennter Teile ein Bildungsgesetz.

Die Embryonen höherer Wirbeltiere, von den Reptilien an aufwärts, erfahren, auf einer gewissen Stufe ihrer Entwickelung angelangt,

7,5 mm, 27 Tage 9,1 mm, 30 Tage 10,5 mm, 34 Tage

Fig. 133.

Menschliche Embryonen. Nach His.

eine starke Zusammenbiegung ihrer Körperachse, der Beckenteil des Körpers hebt sich empor, der Kopfteil beugt sich stark vornüber. Nachdem diese Zusammenbiegung ihr Maximum erreicht hat, wird sie allmählich wieder rückgängig, das Becken erfährt wieder eine Senkung, der Kopf eine Aufrichtung. Beim menschlichen Embryo beginnt die Zusammenkrümmung gegen Ende der dritten Woche und sie erreicht ihr Maximum zu Ende des ersten Monats. Die Wiederaufrichtung des Kopfes vollzieht sich der Hauptsache nach während des zweiten Monats. Der Vorgang der Zusammenbiegung und der Wiederaufrichtung der Körperachse bedingt eine Reihe von anatomischen Umlagerungen, unter denen der Übergang des Herzens vom Kopf in die Brust, sowie die Bildung des Halses die bemerkenswertesten sind. Die Fische haben keinen Hals: auf den die Visceralbogen tragenden Hinterkopf folgen sofort die rippentragenden Wirbel und die Höhle, welche das Herz umschliesst, ragt bis in den Bereich der hinteren Kiemenbogen herein.

Dieser gemeinsamen Charakteristik entsprechen alle menschlichen Embryonen auf dieser Stufe infolge der starken Krümmung des Körpers. Der Kopf und die Stammteile des Rumpfes bilden durch gegenseitige Annäherung einen beinahe geschlossenen Bogen. Die Krümmung der Rückenlinie ist keine gleichmässige. Vom Nackenhöcker aus biegt sich der Kopf nach vorn und unten, und das Beckenende krümmt sich so stark empor, dass es mit seiner Spitze nahezu die Stirn erreicht. Dabei ist der Übergang an dem Beckenende von der Wölbung der Rückenlinie her so jäh, dass man, wie His, von einem Kreuzhöcker sprechen kann.

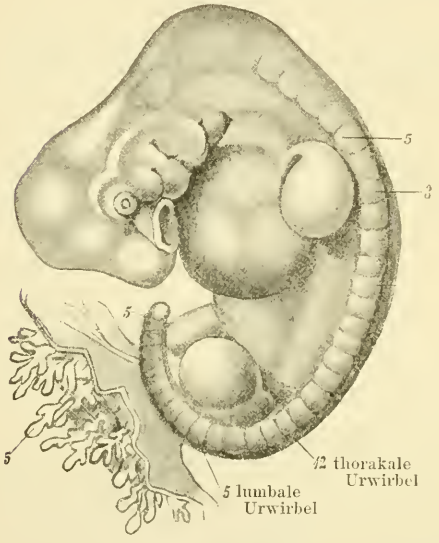


Fig. 134.
Menschlicher Embryo von 4 Wochen mit etwa 35 Urwirbeln. Länge 7,5 mm. Nackensteisslänge. An der Nabelschnur hängt eine Partie Chorionzotten und Serosa. 8 mal vergr. Nach His.

Der Kopf lässt jetzt sämtliche Gehirnabteilungen dieser Entwickelungsstufe erkennen. Die drei Hirnblasen haben sich vermehrt; es sind zu unterscheiden (Fig. 135):

Grosshirnabschnitt,
Zwischenhirnabschnitt,
Mittelhirnabschnitt,
Hinterhirnabschnitt,
Nachhirnabschnitt.

Am meisten nach vorn sieht jetzt das Mittelhirn. Gegen den Nackenhöcker zu wird die Einsenkung der Rautengrube kenntlich. Gegen die Stirn hin deutet eine kleine Vertiefung auf das Zwischenhirn (Fig. 135), und die gewölbte Stirn umschliesst das Grosshirnbläschen, aus dem später das Hemisphärenhirn hervorgeht.

Das Auge ist jetzt fortgeschritten, die Augenblase erhält eine von dem Ektoderm aus eindringende Linse. Charakteristisch ist aber für den menschlichen Embryo die Kleinheit des Auges um diese Zeit und die starke Entwickelung des Grosshirnbläschens[1]). Die Nasengrube hat sich vergrössert und stellt ein ausgedehntes und von wulstigen Rändern umgebenes Feld vor. Die Kiemenbogen sind breite Streifen, von vorn nach hinten an Grösse abnehmend; der vierte liegt vertieft. Die Labyrinthblase liegt dorsal vom zweiten oder Hyoidbogen. Die Extremitäten (Fig. 134) sind grösser geworden, doch haben sie keine wesentlichen Änderungen erfahren gegenüber der vorhergehenden Stufe,

1) His, Körperform, a. a. O. S. 194; und Anatomie menschl. Embryonen, a. a. O.

dagegen ist die übrige Rumpffläche stark modelliert durch die in der Tiefe liegenden und vergrösserten Organe. Das Herz bildet eine mächtige Hervorragung (Fig. 134), welche die Stirn berührt. Aortenbulbus, Herzohren und Kammerschlauch sind durch die Körperwand hindurch erkennbar. Unterhalb des Herzens deutet eine zweite Hervorragung auf die Leber. Ihre Rundung macht sich in dem Raum zwischen dem Kammerschlauch und der Anlage des Armes bemerklich. Eine schräg vor der Leber ansteigende schmale Einsenkung bezeichnet den Ort des primären Zwerchfells. — Urwirbel: Vom Nackenhöcker bis zur Steissbeinspitze lassen sich 35 Urwirbel feststellen. Wahrscheinlich ist aber schon ihre Zahl höher durch die in der kleinen Schwanzspitze verborgenen. Es wird sich später zeigen, dass bei den menschlichen Embryonen bis zu 38 Urwirbel angelegt werden können. Sie müssen nach Art der Nerven gezählt werden, denn die Urwirbel repräsentieren die intervertebralen Muskeln. Deshalb kommen (Fig. 134):

8	Urwirbel	auf	den	Hals,
12	„	„	„	Rücken,
5	„	„	„	Lendenteil,
5	„	„	„	Sakralteil,
5	„	„	„	Steissteil.

Die Abgangsstelle der oberen Extremität fällt in den Bereich der 5.—8. Hals- und der zwei ersten Rückenwirbel; die Abgangsstelle der unteren Extremität fällt in den der zwei unteren Lenden- und der drei oberen Sakralwirbel. Der Leib ist jetzt bis auf eine verhältnismässig kleine Öffnung geschlossen, aus der zwei Gebilde hervorkommen:

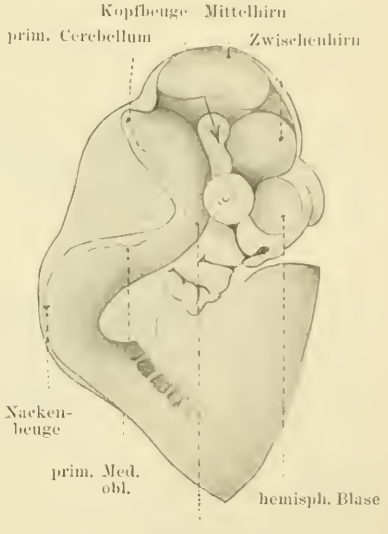


Fig. 135.

Vorderrumpf. Menschl. Embryo, 10 mm Länge, mit den Krümmungen des Medullarrohres; der Kopf in die nat. Haltung gebracht und durchsichtig gedacht. 14 mal vergr.

1. Der Dottergang, der in den Dottersack führt. Der Dottergang ist jetzt ein langer Kanal geworden (Fig. 136), der auf der rechten Seite den Körper verlässt. Der Dottersack liegt in ansehnlicher Entfernung von dem Embryo in dem Raum zwischen Amnion und Serosa. Er erhält jetzt, nachdem er nur mehr ein Anhang des Embryo ist, der durch den Nabel mit ihm in Verbindung steht, die Bezeichnung Nabelblase, Vesicula umbilicalis. Noch bestehen die Gefässe auf ihm fort als Dottersackgefässe, Vasa-omphalo-mesenterica, und bilden einen besonderen Abschnitt des Kreislaufes. Auch steht der feine Kanal mit dem Darmrohr noch in direkter Verbindung (Fig. 136). Er mündet in die Spitze einer

„Darmschleife", welche noch an einem kurzen Mesenterium commune (Fig. 136) befestigt und dem Nabel zugewendet ist.

2. Der Bauchstiel, der früher am Körperende aufgetreten war, ist nunmehr gegen die Mitte des Bauches hinaufgerückt und stellt die Verbindung her mit dem Chorion und dadurch später mit der Placenta. Die in ihm enthaltenen Gefässe sind die beiden Nabelarterien und eine Nabelvene. Damit hat dieser Bauchstiel ebenfalls das Recht zu einem anderen schon längst gebrauchten Namen erhalten, er heisst nunmehr Nabelstrang, Funiculus umbilicalis[1]).

Der Körperschluss erfolgt allmählich in dieser Entwickelungsperiode. Der Embryo hatte bis vor kurzem im Bereich der Pleuro-

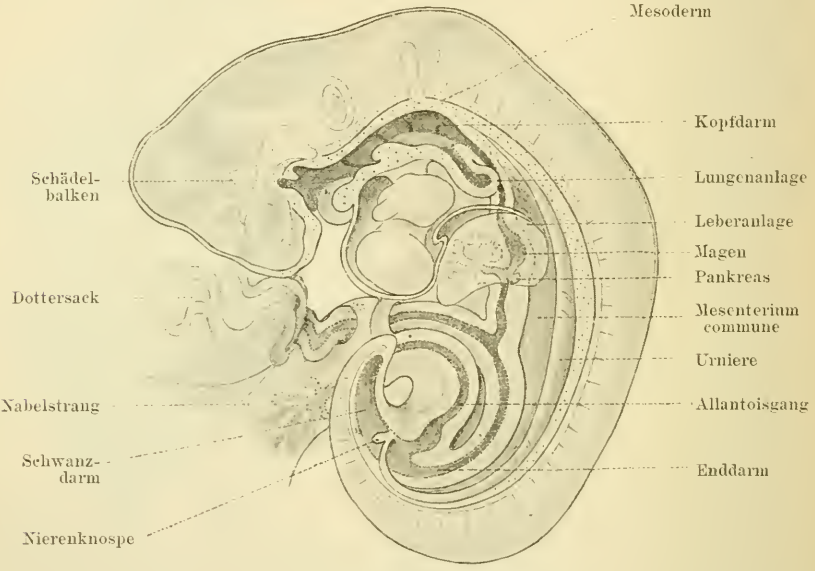


Fig. 136.
Darmsystem. Menschl. Embryo von 5 mm Länge. 15 mal vergr. Rekonstruktion. Nach His.

Peritonealhöhle nur eine provisorische ventrale Wand, Membrana reuniens anterior, bestehend aus Ektoderm und parietalem Blatt des Mesoderm. Der wichtige Prozess der Verwachsung früher getrennter Körperhälften bringt den langgestreckten Schlitz zum Verschwinden, der im Beginn als Rumpfspalte bestand (Fig. 122). Sie erstreckte sich von der vorderen Umschlagsfalte an dem Mandibularbogen bis zu der hinteren Umschlagsfalte an dem Leibesende des Embryo. In die Membrana reu-

[1]) Litteratur für Embryonen dieser Stufe: Coste, Taf. III des grossen Atlas. — Allen Thomson in v. Köllikers Entwickelungsgeschichte. 2. Aufl. Fig. 232. — Waldeyer in Heidenhain, Phys. Studien. Leipzig 1865. Bd. 3. S. 55. — His, Anatomie menschl. Embryonen. Bd. 1. S. 14 ff.; und Bd. 2. S. 24 ff. — Fol, H., Recueil zool. Suisse. Tom. 1. 1884. p. 358. Mit 5 Taf. u. A.

niens anterior wachsen allmählich die in dem parietalen Blatt des Mesoderm vorrückenden Myotome hinein. Nerven und Gefässe begleiten sie und endlich entsteht durch das Zusammentreffen in der Medianlinie die Rumpfnaht. Sie vereinigt Teile, die früher, nach dem Gesetz der bilateralen Symmetrie, getrennt waren.

Konkrescenz.

Verwachsung früher getrennter Teile ist während der Entwickelung aller Tiere eine allgemeine Regel, welche sehr weite Anwendung findet. Huxley hat „Konkrescenz" geradezu als ein Gesetz bezeichnet. Konkrescenz findet an den verschiedensten Körperstellen statt, z. B. im Bereich des Kopfes: Verwachsung der Oberkieferfortsätze mit dem Nasenfortsatz, der Mandibularbogen untereinander, der Hyoidbogen in der Mittellinie; dann der visceralen Platten des Mesoderm der beiden Rumpfhälften, sowohl in der ventralen als in der dorsalen Medianlinie, des Penis an seiner unteren Seite, des Hodensackes, des gebogenen Herzschlauches, der einzelnen Abteilungen der Thyreoidea und der Thymus zu einem einheitlichen Organ, des Genitalstranges zu Uterus und Scheide. Das alles sind der allgemeinen Regel entsprechende Vorgänge. Wenn aber die Verwachsung über die natürlichen Grenzen hinausschreitet, so entstehen pathologische Erscheinungen. Eine solche excessive Verwachsung kommt bei dem Mund vor und führt zu der Kleinheit der Lippenspalte, Mikrostoma genannt. So entsteht die Hufeisenniere, wenn die beiden Nieren unten zusammenwachsen. Verwachsung der Finger führt zu angeborener Syndaktylie; Verwachsung der unteren Extremitäten zu Sirenenbildung, ja es kommt sogar zu Verwachsung zweier Embryonen, die ursprünglich getrennt waren. Es ist dies dann eine durch Verwachsung entstandene Doppelbildung[1]).

Dermoidcysten.

An all diesen Verwachsungsstellen können Dermoidcysten entstehen durch verirrte Ektodermzellen, z. B. an dem äusseren Winkel der Orbita, der auch aus zwei einst getrennten Teilen hervorgeht; dann in der vorderen Medianlinie des Stammes, in der Nähe des Manubrium sterni, in der Mitte zwischen Zungenbein und Haut. Die Medianlinie des Gaumens ist auch oft Sitz von Tumoren dermoider Natur[2]). Cysten mit Haut und Haaren ausgebildet und mit dem Medullarkanal in Verbindung sind nicht selten. Endlich können Dermoidcysten in jeder Kiementasche entstehen, besonders aber in der zweiten.

Konkrescenz kommt auch vor in dem Bereich des Hinterrumpfes durch Zusammentreten der homotypen Keimstreifen (Fig. 137), welche

[1]) Verwachsungen finden auch bei der individuellen Entwickelung der wirbellosen Tiere statt. Unter die nämliche Regel fällt auch die Konjugation der Infusorien, sobald sie in einer Verwachsung mit Resorption bestimmter Körperteile besteht. Gerade die letzt erwähnte Erscheinung ist wichtig, es müssen stets bestimmte Körperteile resorbiert werden und andere ineinandergreifen und sich neubilden. In manchen Fällen kommt es zu einer wahren Fusion der Körper. Stein, Fr., Die Infusionstierchen auf ihre Entwickelung untersucht. Leipzig 1854. Engelmann, W., Zeitschr. f. wiss. Zool. 1862. — [2]) Sutton, Lancet. p. 310. 1888.

aus dem Randwulst hervorgehen und sich mit der vorderen Embryonalanlage verbinden. Die Keimstreifen enthalten Bindungsmaterial für die rechte und linke Körperhälfte aufgespeichert. Die Streifen rücken aneinander. In den vereinigten Keimstreifen tritt dann später die Segmentierung auf. In der Fig. 137 sind die symmetrischen Körperhälften von der dorsalen Seite her zu sehen, getrennt durch die Medullarrinne und die Randkerbe. Die Konkrescenz der Schwanzfalten muss stattfinden, soll ein Wirbeltierkörper daraus entstehen. Gleichzeitig wachsen die Schwanzfalten nach rückwärts und vergrössern so die Randkerbe. Diese Teile des Randwulstes spielen durch die Knochenfische bis zu den Sauropsiden und den Menschen (Fig. 31) dieselbe morphologische und physiologische Rolle: Herstellung der Rumpfteile durch Herstellung der Bausteine (der Zellen). Bei den Knochenfischen ist die nämliche Er-

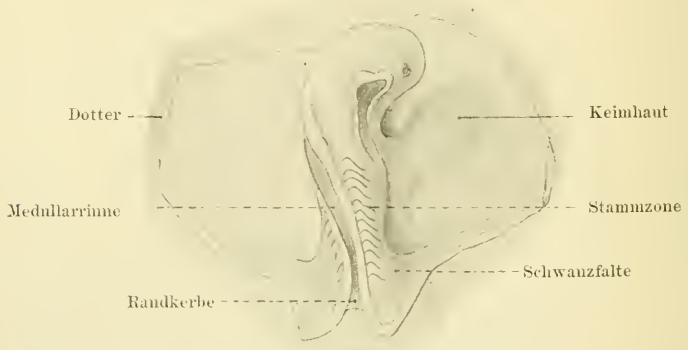


Fig. 137.
Torpedo ocellata. Keimhaut: der cylindrische Körper fängt an, sich aus der Keimhaut zu erheben.

scheinung besonders auffallend beobachtet worden (Fig. 138). Die beiden Körperhälften sind durch eine λ-förmige Spalte getrennt, zwischen denen sich eine Ölkugel befindet und ein kleines Bläschen (das Kupffersche Bläschen). Die Ölkugel gehört dem Dotter an, die weite Öffnung entspricht also dem sog. Dotterloch, in welchem sonst der Dotterpfropf, hier eine Ölkugel, steckt. Bei den Sauropsiden wird die Konkrescenz etwas mehr verwischt, weil sie sehr früh auftritt und der Randwulst sehr rasch seine Form verändert, doch ist eine ihrer ersten Phasen angedeutet an der Keimscheibe des Hühnchens unter der Form der Sichel. An ihr treten wie bei dem Selachier zwei homotype Keimstreifen (peristomales Mesoderm) zusammen und vereinigen sich mit dem gastralen Mesoderm.

Die Konkrescenz ist neuerdings wieder bestritten worden, weil das Experiment ein negatives Resultat ergeben hat. Es wurden nämlich Ein-

schnitte in den Randwulst der Selachierkeimhaut erfolglos gemacht; es entstand dennoch, gegen Erwarten, ein unveränderter Körper. Allein diesen Versuchen fehlt jede Beweiskraft gegen die Regel der Konkrescenz, seit Born die Wiedervereinigung getrennter Embryonenleiber gelungen ist. Froschlarven, die quer entzwei geschnitten sind, heilen in kurzer Zeit vollkommen aneinander und zwar nicht nur die Hälften derselben Larven und derselben Species, sondern selbst solche von verschiedenen Species. Das zeigt, dass die zum Leben sich emporringende Individualität solch niederer Wirbeltiere selbst die grausamsten Schwierigkeiten siegreich überwindet. So gleicht die Heilkraft des Randwulstes an der Selachierkeimhaut ebenfalls die künstliche Trennung wieder aus; das ist nach allen Erfahrungen, die man in dieser Hinsicht an Froschlarven gemacht, nicht mehr zu verwundern.

Die Konkrescenz im Bereich der Stammzone ist als eine auffallende Erscheinung schon längst bekannt. Rathke erwähnt sie bei der Entwickelung der Blutegel, Kowalewski bei Insekten, Bütschli, Hatschek bei vielen anderen Wirbellosen. His hat wiederholt darauf bei den Wirbeltieren hingewiesen; Semper wies auf die Übereinstimmung der Konkrescenz bei Anneliden, Insekten und Wirbeltieren hin, Whitmann trat auf seine Seite gegen Balfour. Rauber, O. Hertwig haben die Erscheinung der Konkrescenz bestätigt, andere, wie Duval, sind unabhängig von ihren Vorgängern zu derselben Auffassung gelangt. Wie sich der Prozess im einzelnen abspielt und in welchem Umfang der Randwulst zur Herstellung des Rumpfes verwendet wird, bedarf allerdings noch der endgültigen Feststellung.

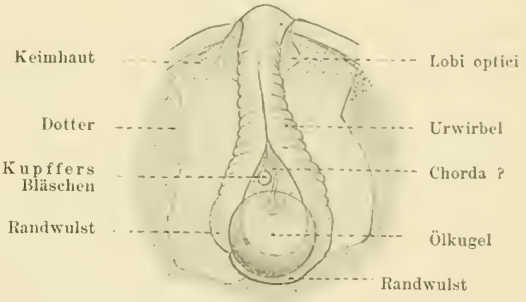


Fig. 138.
Elacate canadus (Teleostier). Nach Ryder.

Die Untersuchungen an dem Randwulst sind in Verbindung mit den Studien über den Primitivstreifen noch nach einer andern Seite bedeutungsvoll geworden. Sie haben die Annahme in hohem Grade wahrscheinlich gemacht, dass der Canalis neurentericus der Reptilien, der freilich das Aussehen eines rundlichen Loches hat, ferner, dass die Primitivrinne der Vögel und Säuger übereinstimmende Bildungen seien, ursprünglich entstanden durch homotype Keimstreifen, wie sie bei den Selachiern und den Knochenfischen getrennt in dem Randwulst auftreten. Die Primitivrinne der Vögel, die so viele verschiedene Deutungen erfahren hat, ist aus einer bestimmten, an dem hintern Keimhautende befindlichen Partie des Randwulstes hervorgegangen. Dies ist um so wahrscheinlicher geworden, seit der Canalis neurentericus in ihrem Bereich entdeckt ist und bei manchen Vögeln (Strauss, Krähe) ein grosses weites Loch darstellt, dessen Ränder den Aufbau des Rumpfes vollenden helfen. Denn die den Kanal umgebenden Ränder sind die im

Halbkreis gebogenen Primitivwülste. Sie sind eine Fortsetzung der Urmundränder. Der Primitivstreifen ist ein Konjunktionsphänomen: zusammengetretener Urmundrand. Der Primitivstreif des Hühnchens ist also derjenige Teil des Urmundrandes, der bei den Selachiern in zwei Teile zerlegt am Rande auftritt und dann erst allmählich sich nähert und vereinigt, während bei dem Vogel die homologen Gebilde, die Primitivwülste sofort in der Embryonanlage auftreten und die Zusammengehörigkeit mit dem Randwulst nur undeutlich in Form der Sichel erkennen lassen. Dass sich ein Teil des Urmundrandes bei dieser Gelegenheit auf den Rücken des Embryo begiebt, darf nicht verwundern, wenn man überlegt, dass dasselbe beim Amphioxus, den Knorpel- und Knochenfischen und den Batrachiern der Fall ist.

Die Erklärung der Prozesse bei der Bildung des Hinterrumpfes und im Bereich des Blastoporus ist noch vielfach umstritten. Der Ausdruck „Konkrescenz" ist der Stein des Anstosses. Wo Spalten und Öffnungen in dem embryonalen Leib sich finden, muss es zu einem Verschluss kommen, darüber herrscht kein Zweifel, ebenso dass dieser Verschluss thatsächlich erfolgt. Nicht an allen Stellen, wo Konkrescenz stattfindet, ist die Art des Prozesses gleich. An den Kiemenspalten werden die trennenden Epithelien von mesodermalen Zellen durchbrochen und schliesslich resorbiert. Über die Konkrescenz im Bereich des Blastoporus und des Hinterrumpfes siehe:

His, Verhandl. d. anat. Ges. in München. 1891. — Hertwig, O., Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 39. 1892. — Rabl, Theorie des Mesoderm. Vorwort. 1896.

IV. Menschliche Embryonen, II. Monat.

Länge: 8—12 mm. Alter: 5 Wochen.

Hinter dem Hyoidbogen tritt die Halsbucht auf. In ihrer Tiefe liegen jetzt die zwei letzten Kiemenbogen. Der primitive Gesichtsschädel. Der Wirbelschwanz mit 7 Ursegmenten, Chorda, Medullarrohr und Postanalraum. Ist der Menschenschwanz als Atavismus aufzufassen?

Embryonen von 8—12 mm sind noch immer von sehr fremdartigem Aussehen, das von der späteren menschlichen Gestalt weit entfernt ist, was zum Teil darauf beruht, dass die Krümmung des ganzen Körpers noch sehr stark ist, obwohl sie an Intensität etwas nachgelassen hat. Der Kopf ist mächtiger entwickelt, als auf irgend einer früheren Stufe; das Hemisphärenhirn der rechten und linken Seite deutlich getrennt. Der Mandibularbogen und sein Oberkieferfortsatz sind beträchtlich vergrössert, sie liegen unter dem noch kleinen Auge und der nüsternartig vorspringenden Nasengrube; die erste Kiementasche gegen die ventrale Ecke sehr erweitert, der Hyoidbogen (= 2. Kiemenbogen) von unregelmässiger Beschaffenheit, die zweite Kiementasche weniger deutlich als in der vorhergehenden Stufe. An den Extremitäten ist eine scheibenförmige Endplatte als Anlage von Hand und Fuss abgegliedert und bei den an der oberen Grenze (12 mm Länge) stehenden Embryonen tritt

allmählich die Dreigliederung in Hand, Ober- und Vorderarm auf, Ellbogen und Knie werden kenntlich, und die breite Endplatte erhält kleine Längsrinnen, welche die Pentadaktylie vorbereiten. Ventral von dem frei vorstehenden Kaudalende erhebt sich der Genitalhügel, an dem eine punktförmige Stelle den Beginn der ektodermalen Einstülpung für die Bildung der Kloakenmembran andeutet. Dann folgt der Nabelstrang, aus dem der Dottergang hervorragt [1]).

Die Bildung des Gesichtes ist auf dieser Entwickelungsstufe noch unvollkommen und weit entfernt, menschenähnliche Gestaltung

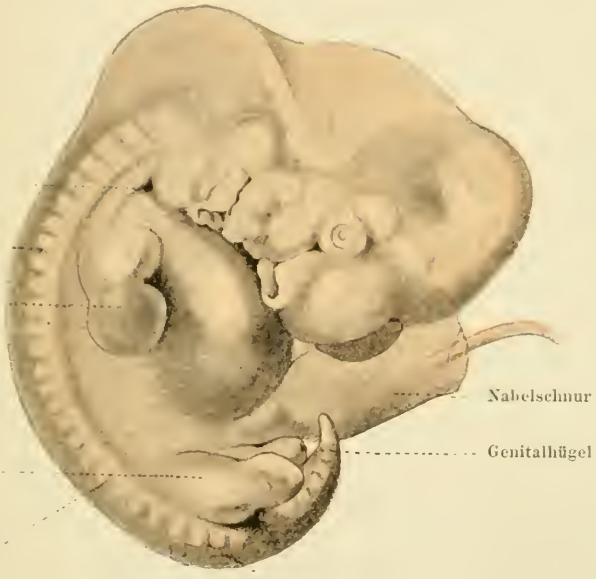


Fig. 139.
Menschlicher Embryo von 10,5 mm Länge (34 Urwirbel). 7 mal vergr.

anzudeuten. Für den unbefangenen Beobachter sind die Formen unverständlich, sie erinnern weder von der Seite, noch von vorn gesehen an das Gesicht irgend eines existierenden Säugers; nur die Embryonen der Beutelratte sehen etwas ähnlich aus. Erst bei genauerer Betrachtung und durch Vergleich dessen, was später kommt, werden die Formen der Deutung zugänglich.

Die grosse Senkung, welche in der ganzen Haltung des Kopfes, z. B. in Fig. 139, den Eindruck macht, als ob der Embryo mit dem Kopfe gegen eine Wand rennen wollte, ist nur erreichbar durch die

[1]) Diese Stufe ist an folgenden menschlichen Embryonen beobachtet: Ecker, Arch. f. Anat. S. 404. 1880; und Icones phys. Taf. 26. His, Anatomie menschl. Embryonen. Bd. 2. S. 45—51. Hiezu die Abbildungen auf S. 46 und 48. Rabl, C., Prager med. Wochenschr. Nr. 52. 1886.

Krümmung der Schädelachse und die fortdauernde Krümmung an dem Nackenhöcker. Während die erstere auf die Gestaltung des Gehirns einen tiefgehenden Einfluss hat, wovon später zu berichten ist, wird die letztere für das Verhalten der hinteren Kiemen- oder Branchialbogen von grosser Bedeutung und damit auch für die Bildung des Halses. Durch die starke Nackenkrümmung werden nämlich von der vierten Woche an die Branchialbogen in die Tiefe einer Bucht gedrängt, welche Halsbucht, Sinus praecervicalis[1]) genannt wird.

Wirbelschwanz.

An dem hinteren Körperende zeichnet die menschlichen Embryonen dieser Entwickelungsstufe ein frei vorragender Wirbelschwanz aus (Fig. 139). Dieser Wirbelschwanz enthält:

1. eine Anzahl von Urwirbeln, die gegen die Spitze zu an Umfang und Deutlichkeit verlieren und zu diesen Urwirbeln überdies eine Fortsetzung der Chorda und eine solche des Medullarrohres.

2. eine Fortsetzung des Kaudal- oder Postanaldarms, aber kein Cölom. Die Verlängerung des embryonalen Körpers über die Grenze des Rumpfes hinaus besteht also nicht nur aus Urwirbeln, sondern stellt ein kompliziertes Gebilde dar, dessen ganze Zusammensetzung ins Auge gefasst werden muss, um die überraschenden Erscheinungen deuten zu können, welche an dieser Verlängerung des Körpers durch Reduktion und durch pathologische Veränderungen auftauchen.

Von den 38 Urwirbeln des Embryo aus dieser Zeit enthält der Wirbelschwanz, aus dem schliesslich das Steissbein mit seinen Muskeln und Gefässen entsteht, sieben Urwirbel. In der sechsten Woche sind die drei letzten schon zu einer einzigen Masse verschmolzen und der 35. besitzt undeutliche Grenzen. Mit dem Auftreten der eigentlichen Wirbel wird der 35. ebenfalls in den meisten Fällen reduziert und legt sich an den 34. an, der unter solchen Umständen die Elemente zweier Wirbel enthält. Mit der Rückbildung der Urwirbel schwindet auch die Chorda, der Postanaldarm und das Rückenmark ziehen sich zurück, allein dieser Prozess ist kein gleichmässiger. Es können sehr viele Varianten vorkommen, unter denen die fast völlige Reduktion des Steissbeines obenan steht, das heisst nur mehr ein einziger Wirbel übrig bleibt, statt dass deren drei oder vier vorhanden wären. Um diesen auffallenden Grad der Rückbildung richtig zu beurteilen, sei an die Vorgänge bei den Anuren erinnert. Jedes Jahr werfen sie den aus Wirbeln, Chorda, Medullarrohr und Muskelsegmenten bestehenden Ruderschwanz ab, sobald sie aus dem Wasserleben zu dem Landleben übergehen. Dieser Prozess ist in den letzteren Jahren mit besonderem Eifer studiert worden. Er ist von doppeltem Interesse: als Zeichen der Metamorphose eines Wirbeltieres und als günstige Ge-

[1]) His, Anat. Anz. 1885. | Rabl, a. a. O. Prager med. Wochenschr. Froriep, Arch. f. Anat. S. 15. 1885.

legenheit, die feineren Vorgänge bei dem Prozess der Rückbildung überhaupt zu verfolgen. Die Vogelembryonen haben ebenfalls während der Entwickelung einen frei hervorragenden Wirbelschwanz wie der menschliche Embryo, und auch dieser Schwanz fällt der Rückbildung anheim, wobei viele Varianten auftreten. Die Schwanzspitze wird zu einem fadenförmigen Gebilde, Schwanzfaden genannt (His); sie kann ein Knöpfchen besitzen, Schwanzknöpfchen (Braun). Bei vielen Säugetierembryonen kommt dieselbe Art der Rückbildung vor. Bei dem Menschen ist nun ebenfalls die nämliche Reihe von Reduktionserscheinungen beobachtet worden, zu denen überdies verschiedene Bildungen in der Steissbeingegend des Menschen hinzukommen, welche teils mit dieser Art der Rückbildung, wie das Steissbeingrübchen, teils mit unvollkommener Organisation, wie der Steisshaarwirbel und die Steissbeinglatze in Verbindung stehen.

Die Gegend des Kreuzbeins und des Steissbeins ist in den letzten Jahren auch von dem anthropologisch-ethnologischen Gesichtspunkte gesteigerte Aufmerksamkeit geschenkt worden wegen des Vorkommens der geschwänzten Menschen. Der Erfolg dieser Untersuchungen war der, dass in Europa wie in anderen Kontinenten Körperanhänge vorkommen, welche als Schwanz gedeutet und bezeichnet werden können, bei denen die obenerwähnten Teile des Wirbelschwanzes in irgend einer Form eine Rolle spielen. Allein es ergab sich auch, dass schwanzähnliche Anhängsel vorkommen, die mit dem Wirbelschwanz der Embryonalperiode in keinen genetischen Zusammenhang gebracht werden können, wie z. B. Fettgeschwülste (Lipome).

Von den mit dem embryonalen Schwanz in genetischer Beziehung stehenden Varianten seien folgende erwähnt:

1. Angewachsene Schwänze, die in ihrem ganzen Verlaufe oder doch grösstenteils mit ihrer Unterseite der hinteren Körperfläche angewachsen sind.

2. Freie Schwänze, welche in ihrer Cirkumferenz frei, aber darum doch nicht beweglich sind. Willkürliche Beweglichkeit des Schwanzes ist bei dem Menschen noch nie beobachtet worden.

3. Schwanzbildung ohne Wirbelkörper.

4. Schwanzbildung durch Wachstumssteigerung, kenntlich an der langgestreckten dünnen Form des Schwanzes bei gleichzeitig knochenlosem Inhalte u. dergl. m. Es sind noch mehrere Varianten bekannt geworden, sie werden zum grossen Teile erklärbar mit der Erkenntnis, dass Chorda, Wirbel, Gefässe und Bindesubstanz des embryonalen Schwanzes für sich, oder alle Teile gleichzeitig, persistieren können und unter Umständen jeder dieser Bestandteile sich vergrössern kann. Die Frage, ob Atavismus bei Menschenschwänzen vorliegt, ist mit dem Hinweis auf den embryonalen Wirbelschwanz des Menschen zu beantworten. Dieser Wirbelschwanz (Fig. 139) ist zweifellos atavistisch, ebensogut wie Kiemenbogen und Kiemenspalten, und Pentadaktylie, und Urwirbel. Die Schwänze bei dem Erwachsenen gehören in verschiedene Kategorien, in diejenige der theromorphen Bildungen, bei denen Atavismus eine Rolle spielt, in die Reihe von pathologischen Bildungen und in die der Neu-

[1]) Von den vielen Beiträgen zu dieser Frage siehe: Ecker, A., Arch. f. Anthrop. Bd. 12. 1879.

bildungen. In welche Kategorie der einzelne Fall eingereiht werden muss, hängt von dem Ergebnis der Untersuchung ab.

Braun, Arch. f. Anthrop. Bd. 13. S. 417. 1880. — Bartels, ebenda. 1880 und 1884. Dort die gesamte Litteratur über diesen Gegenstand, die durch Virchow, Ornstein u. A. sehr bereichert wurde. Besonders wichtig für die Beurteilung ist der Nachweis von sieben Ursegmenten in dem embryonalen Menschenschwanz nebst Chorda, Medullarrohr und Postanaldarm.

V. Menschliche Embryonen, II. Monat.

Länge: 12—16 mm. Alter: 6 Wochen.

Allmähliche Streckung des Rückens. Starkes Hervortreten der Grosshirnhemisphären und Ausbildung des äusseren Ohres. Verschwinden der zweiten Kiementasche. Der Bauch wird durch die Anschwellung der Leber grösser, die Finger werden frei.

An den Embryonen dieser Stufe ist die beginnende Streckung im Bereiche des Rückens am deutlichsten bemerkbar. Der Kopf ist noch immer stark gegen die Brust geneigt und die Existenz eines äusserlich erkennbaren Halses dadurch noch ausgeschlossen, auch ist der Nackenhöcker so deutlich wie früher, weil kranial und kaudal von ihm eine Vertiefung auftritt. Die Bedingungen hierfür liegen bezüglich der kaudalen Grube wahrscheinlich in der Zunahme des Schultergürtels und des Thorax. Die kranial vom Nackenhöcker liegende Grube rührt, wie leicht nachweisbar, von der Krümmung des Hirnrohres her. Immer tiefer schneidet es innerhalb des fötalen Schädels in den Hinterkopf ein. Es beschreibt eine steile Wellenlinie mit zwei Wellenbergen und einem dazwischen liegenden Wellenthale (an den Figg. 139 und 140 ist das tiefe Wellenthal sichtbar). Der Boden des Thales wird später teilweise zur Rautengrube, denn in dem Nackenhöcker steckt der Anfang des verlängerten Markes: in seinem Gegenüber die Grundlage des kleinen Gehirns. Die ventrale Krümmung des Medullarrohres, welche dicht an das Ohr herantritt, ist die Brückenkrümmung. Die Vergleichung der Embryonen lehrt ferner, dass nicht bloss die Gebiete des verlängerten Markes und der Brücke ausserordentlich stark gekrümmt sind, sondern auch das übrige Hirnrohr. Diese Erscheinung ist schon früh ausgeprägt. Jetzt aber, wo das Grosshirnbläschen sein Wachstum beginnt, steigert sich diese Krümmung in noch höherem Grade; Mittel- und Zwischenhirnbläschen sind dichter aneinander gedrängt. Nachdem von dieser Krümmung aus der Vorderkopf sehr stark beeinflusst wird, heisst sie die Kopfbeuge (Fig. 135, Pfeil). Die Kopf-

Fig. 140.
Menschl. Embryo von 15,5 mm Länge, 6 Wochen alt. Die Linie daneben zeigt die nat. Grösse. Nach His.

beuge tritt in der Reihe der Wirbeltiere zuerst auf. Sie ist schon bei den Selachiern stark ausgeprägt (Balfour). Für die Anatomie des Gehirns, namentlich für die richtige Auffassung der beträchtlichen Verschiebungen, welche einzelne Hirnabschnitte und Hirnnerven, z. B. jene der Medulla oblongata, erfahren, ist die Beachtung dieser Krümmungen im Innern des embryonalen Schädels von grossem Werte. Die Fig. 139 lehrt, wie viel von diesen Krümmungen schon von aussen erkennbar ist. Die Zunahme der Kopfbeuge führt zu einer Annäherung der basilaren Abschnitte derart, dass der Trichter, wie später bei dem Erwachsenen, dicht an die Brücke zu liegen kommt. Mesodermales Gewebe füllt den schmalen Raum aus in der Form des mittleren Schädelbalkens Rathkes, in dessen Basis die Hypophysen- oder die Rathkesche Tasche eindringt. Im Verlaufe der späteren Entwickelung schwindet das mesodermale Gewebe des Schädelbalkens, die Teile rücken wieder auseinander; denn in dem dorsalen Bereich des Rathkeschen Balkens entwickeln sich die Hirnschenkel. Die Fossa Tarini bezeichnet den Ort des oberen Endes des Schädelbalkens[1]).

Gegen das Ende dieser Periode nimmt der Kopf eine mehr gedrungene Gestalt an; dazu trägt vorzugsweise die Verkürzung des Hinterkopfes bei, wobei derselbe tiefer wird. Dies hängt mit dem Wachstum des Gesichtsschädels namentlich im Bereich des Ober- und Unterkiefers zusammen; denn nunmehr ist die Verwachsung des Oberkieferfortsatzes mit der seitlichen Partie der Nase erfolgt und dadurch die Augennasenrinne geschlossen. Die Nasenöffnung ist verkleinert und die Lippen als vorspringende Wülste erkennbar. Einen guten Anhaltspunkt für die Beurteilung liefert die Ohröffnung. Bei Embryonen von 4—8 mm steht die erste Kiementasche (später Ohröffnung) noch weit entfernt von der Abgangsstelle der oberen Extremität, bei Embryonen von 14 mm ist sie ziemlich nahe hinangerückt und eine Ohrmuschel beginnt, die kleiner gewordene, allein noch immer auffallend geformte Öffnung zu umgrenzen. Bei Embryonen dieses Alters vergrössern sich auch die Hemisphärenbläschen beträchtlicher, die Stirn wird umfangreicher und unter all diesen Einflüssen hat der Kopf mehr und mehr die gerundete fötale Form angenommen. Der Rumpf entwickelt sich nun etwas freier und erscheint nicht wie früher als ein Anhängsel des langen Kopfes. Die Auftreibung durch die Leber hat zugenommen (Fig. 140). Die zahlreichen Modellierungen, welche bei den jüngeren Embryonen so viele Einzelnheiten der tiefliegenden Organe erkennen liessen, schwinden allmählich, denn die äusseren Formen werden mehr und mehr gerundet durch die reichere

[1]) Ausführlich handeln über diese Biegungen und Krümmungen des Hirnrohres v. Mihalkovics, Entwickelungsgeschichte des Gehirns. Leipzig 1877. 4°. Mit 7 Taf. Loewe, L., Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Nervensystems. His, Math.-physik. Kl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 14. 1888. Letztere Arbeit vorzugsweise über den Menschen.

Entwickelung des mesodermalen Gewebes. Die Glieder lassen schon etwas deutlicher die drei Hauptabteilungen erkennen, an der Hand sprossen die Finger als kurze Stümpfe hervor, und auch an dem Fuss folgen die Phalangen, freilich etwas langsam, nach.

Manche Einsicht gewähren mit Xylol durchsichtig gemachte Embryonen. Nach der Härtung in Alkohol kommen dieselben in Alcohol absolutus, Alcohol absolutus und Xylol, erst 75 Teile Alkohol auf 25 Xylol, dann zu gleichen Teilen, dann in reines Xylol. Bei der Betrachtung mit der Lupe in durchfallendem Licht lässt sich der Verlauf und das Verhalten vieler Organe erkennen. Die Fixierungs-Flüssigkeit ist dabei gleichgültig. Selbst Objekte, die in Chromsalzen fixiert wurden, gewähren einen lehrreichen Anblick. Wird das Xylol dann vorsichtig entfernt, indem man rückwärts wieder nach und nach Alkohol zusetzt, so kann der Embryo schliesslich in Alkohol von 70 °, 50 ° übergeführt, gefärbt und dann durch die bekannten Methoden für das Mikrotomieren verwendet werden.

VI. Menschliche Embryonen, II. Monat.

Länge: 16—23 mm. Alter: 7—8 Wochen.

Die spezifische Physiognomie der Embryonen. Palingenesis und Cänogenesis. Die Urform der Wirbeltiere. Kriterium für Unterscheidung normaler und pathologischer Embryonen.

Am Schluss des zweiten Monats erreichen die menschlichen Embryonen mehr als 2 cm Länge, wobei alle Organe, und nicht am wenigsten das Gehirn an Umfang zunehmen. Der Kopf ist noch immer der gewaltigste Teil des Körpers, er hat ein grösseres Volumen wie der übrige Rumpf. Um die Augen herum entwickeln sich die Lider als niedrige Falten. Die Ohrmuschel bekommt eine deutlichere Gestalt. Die Extremitäten strecken sich bis zur Medianlinie und überragen sie bald. Die Knickung des Ellbogens ist kaudal, die des Knies kopfwärts gerichtet. Am Oberarm wird schon der Deltoides erkennbar durch bestimmtere Abgrenzung von der Umgebung. Der Vorderarm ist etwas spindelförmig und setzt sich durch eine tiefe Einschnürung von der Hand ab. Die Finger sind kurze Cylinder, der Daumen nach aufwärts gekehrt und durch einen ansehnlichen Abstand von dem Zeigefinger getrennt. Die unteren Gliedmassen haben eine Richtung wie bei den Vierfüsslern, sind aber so gestellt, dass die Füsschen sich ihre Sohlenflächen zukehren. Um gebrauchsfähig zu werden, muss sich diese Stellung beträchtlich ändern. Diese Supination ist eine durchaus embryonale Erscheinung und keine atavistische. Die unteren Gliedmassen sind (Fig. 141) namentlich an der Abgangsstelle von derselben Grösse wie die oberen und lassen das Übergewicht noch längere Zeit vermissen, das die spätere Zeit ihnen verschafft. So kommt es, dass sie das Steissbein und oft auch die Sexualfalten frei lassen. Dieses Fehlen des Unterschiedes zwischen Arm- und Beinlänge, ebenso die Stellung derselben

wie bei einem Quadrupeden, der durch die Leber stark aufgetriebene Leib mit dem gestreckten Rücken lassen noch immer einzelne menschliche Formen vermissen. Was auf dieser Entwickelungsstufe als ein entscheidendes Charakteristikum angesehen werden darf, ist die rasche Zunahme des Gehirns und damit des Schädels. Einige Maasse zeigen in dieser Hinsicht, dass von einem 4 mm langen menschlichen Embryo bis zu einem 22 mm langen der Kopf um das $36^1/_2$fache, der Rumpf nur um das $13^2/_3$fache zugenommen hat. Doch ist dieses Verhältnis nicht zu allen Zeiten gleich, es wechselt während der ersten zwei Monate, indem der eine Teil den andern überholt[1]), der Kopf siegt wiederholt in dem Wettbewerb. Das Übergewicht der oberen gegenüber der unteren Gliedmasse beträgt dem Flächeninhalt nach bei dem 22 mm langen menschlichen Embryo für den Arm 25.2 □mm, für das Bein nur 20,8. Das ist noch immer kein spezifisch menschliches, sondern ein pithekoides Verhalten. Dennoch ist die Zukunft bei den Embryonen dieses Alters entschieden und keine Verwechslung mit Wirbeltierembryonen anderer Art mehr denkbar. Die jetzt erreichte Höhe der Organisation fordert dazu auf, einige allgemeine Erscheinungen hier zu besprechen:

Fig. 141.
Menschlicher Embryo von 18.5 mm Länge, $7^1/_2$ Wochen alt. Die Linie daneben zeigt die nat. Grösse. Nach His.

1. Die spezifische Physiognomie der Embryonen.

Die Beschreibung der Körperform menschlicher Embryonen, wie sie oben gegeben, enthält gleichzeitig auch die Feststellung der verschiedenen Merkmale, welche menschliche Entwickelung von jener der nächststehenden und der entfernten Formen der Wirbeltiere überhaupt unterscheiden lassen. Aber diese Unterscheidung ist so schwer, dass schon oft Tierembryonen für menschliche gehalten wurden und umgekehrt. Es rührt dies davon her, dass in den frühesten Stadien die Keime aller zu demselben grossen Kreise gehörigen Organismen recht ähnlich aussehen, soweit nicht etwa die Erscheinungen der totalen und partiellen Dotterfurchung, der innerhalb der Eihüllen sich abspielenden Entwickelung und die bei freier Metamorphose oft unerlässlichen besonderen Anpassungen auffallende Unterschiede bedingen. In den vorausgehenden Blättern finden sich wiederholt bei der Erörterung der Beschaffenheit des Eies, der Furchung, der Anlage des Embryo u. s. w.

[1]) His, Anatomie menschlicher Embryonen. Bd 2. S. 65 ff.

Identität. Divergenz.

Hinweise auf die tiefgehende Übereinstimmung der Wirbeltierembryonen unter einander. Diese Erscheinung ist längst bekannt und hat stets die grösste Verwunderung erregt. Der Eindruck war bis in den Anfang unseres Jahrhunderts herein ein so überwältigender, dass selbst von ernsthaften Männern (Leibnitz, Bonnet, Oken) die wesentliche Übereinstimmung der Körperanlage aller Tiere verkündet, ja geradezu Identität angenommen wurde. Man glaubte, dass die höheren Stufen während der Keimesentwickelung alle die vorausgehenden niedrigen Stufen, wenn auch in rasender Eile, durchlaufen müssten. C. E. v. Baer hat dagegen vorzugsweise die Unterschiede betont und hervorgehoben, dass mit der systematischen Spezialisierung der Tiere in kleinere und grössere Äste auch eine entsprechende Divergenz der Embryonalformen einhergehe. In den frühesten Stadien gleichen sich nur die Keime aller zu demselben grossen Kreis gehörigen Organismen, im weiteren Verlaufe werden aber die Embryonen immer mehr und mehr verschieden. Haeckel hat diese Entdeckung unter dem Namen des Baerschen Gesetzes aufgeführt, um die Bedeutung dieser Erkenntnis dadurch besonders hervorzuheben. In dem Kreis der Wirbeltiere trennen sich durch das äussere Ansehen während des embryologischen Aufbaues zuerst die Embryonen der Fische und Vögel, darauf die Klassen, z. B. Vögel und Reptilien, also Anamnier und Amnioten, später die Ordnungen, noch später die Familien u. s. w. Die Entwickelung der unter sich näher verwandten Formen läuft dabei noch eine Weile nebeneinander fort, bis auch hier die Gruppenunterschiede deutlich hervortreten. Je tiefer wir mit der Organisation der Wirbeltiere und dadurch mit ihrer Abstammung an der Hand der vergleichenden Anatomie, Paläontologie und Zoologie vertraut werden, desto begreiflicher wird die Thatsache der Übereinstimmung der Embryonen und gleichzeitig doch auch ihrer Verschiedenheit. Beide Erscheinungen bestehen nebeneinander; sie erklären sich durch die Abstammung einer Species von einer zusammenhängenden Vorfahrenkette und der späteren Differenzierung im Verlaufe der Stammesgeschichte.

Aus diesem Grunde wird mehr und mehr die allgemeine Berechtigung des Satzes anerkannt, dass der Embryo ein mehr oder minder verblichenes Bild der gemeinsamen Stammform sei. Sobald man nun eine Erklärung dieses Phänomens anstrebt, muss die Übereinstimmung der Embryonen berücksichtigt werden auf Grund eines genealogischen Zusammenhanges. Der Grad dieses Zusammenhanges muss allmählich für die Ordnungen und Familien festgestellt werden. Vieles ist schon geschehen, noch mehr bleibt übrig zu erkunden, aber das eine ist doch allseitig anerkannt, dass jeder Stammbaum irgend einer Tierart der Gegenwart, einzeln betrachtet, freilich samt seiner paläontologischen Ergänzung, eine tiefgehende Übereinstimmung mit

dem Entwickelungsprozess des Individuums vom befruchteten Ei bis zur endgültigen Form, augenscheinlich aufweist. Da ist die cylindrische Form des Körpers, die Bildung des Kopfes mit seinen Hirnblasen, da sind Kiemenbogen und Kiemenspalten, die Urwirbel, der Darmkanal und dergl. so übereinstimmend, dass man selbst weit entfernte Klassen der Wirbeltiere benützen darf, um menschliche Organisation dadurch aufzuklären. Wo bliebe die Embryologie des Auges oder des Gehörorganes, mit einem Worte die ganze Embryologie des Menschen ohne die Forschung an Fischen, Sauropsiden und Säugern? Das ist doch nur denkbar, wenn eine Übereinstimmung in dem Aufbau, in dem Werden der Embryonen und ihrer Organe innerhalb des Wirbeltierkreises herrscht, wenn gemeinsame Merkmale eingreifendster Art vorhanden sind. Solche genealogische Verwandtschaft beweist die Paläontologie, vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte sowohl des einzelnen Wesens als der grossen Klassen. Für die Theorie der Entwickelung hat Haeckel aus dieser auf Verwandtschaft beruhenden Gleichartigkeit der Embryonen von sehr verschiedenen Tieren den wichtigen Satz aufgestellt: Die Keimesentwickelung ist ein Auszug der Stammesentwickelung, um damit zweierlei auszudrücken: 1. die Übereinstimmung der fundamentalen Organe zwischen den Embryonen eines Tierkreises und 2. den Parallelismus zwischen embryologischer und systematischer Stufenfolge als eine naturgemässe Wirkung der Vererbung (siehe auch Seite 137). Neben dieser Übereinstimmung der Embryonen muss jedoch auch die Verschiedenheit betont werden, wo immer sie erscheint, denn sie ist es, welche die Divergenz der Entwickelung zum Ausdruck bringt.

C. Vogt, der durch seine Untersuchungen über die Entwickelung des Lachsen und der Geburtshelferkröte und vieler wirbelloser Geschlechter eine hervorragende Stelle auch unter den Embryologen einnimmt, hat die irrige Meinung einer vollkommenen Gleichheit der von verschiedenen Klassen herrührenden Keime ebenfalls auf das schärfste zurückgewiesen. Schon 1851, in der Übersetzung der „Vestiges of the natural history of creation" wurde der Unterschied der Embryonen, ebenso wie noch oft später betont. „Kein Embryo einer bestimmten Klasse von Wirbeltieren gleicht gänzlich dem einer anderen Klasse zu irgend einer Zeit seiner Existenz. In der Entwickelung eines jeden Embryo kann man zwei Anlagen oder Richtungen entdecken; durch die eine, oder allgemeinere, dokumentiert er sich z. B. als Wirbeltier und schreitet durch Bildungen fort, welche den in der erwachsenen Tierwelt vorkommenden analog sind; durch die zweite, die spezifische Anlage, erhält er seinen näheren Charakter, also seine eigentümliche Natur als Fisch, Reptil oder Vogel." Dasselbe, was Baer und Vogt für die Klassen angegeben haben, hat His[1]) für die engeren, einander näherstehenden Gruppen nachgewiesen. Die Erscheinung steht in völligem Einklang mit der Erfahrung der Systematik und der vergleichenden Anatomie, welche alle diese Re-

[1]) His, Unsere Körperform, a. a. O.

präsentanten von Klassen und Ordnungen als aberrante Seitenzweige an dem grossen Säuger- und Wirbeltierstamme bezeichnet. Früh prägen sich also jedem Embryo die Spuren des Zieles auf, das seiner körperlichen Entwickelung bestimmt ist. Allein trotzdem bleibt die Beweiskraft der übereinstimmenden Merkmale unerschüttert. Sie ist die Manifestation eines und desselben Prinzipes in der Bauweise der Wirbeltiere, um bei diesem einen Tierkreis stehen zu bleiben. Die Unterschiede, die dabei unverkennbar hervortreten zwischen den Embryonen verschiedener Species, Familien und Ordnungen u. s. w., sind dagegen die Zeichen der Variationen desselben Prinzipes, welche schliesslich zu der Divergenz führen. Allein das Grundlegende bleibt immer erkennbar trotz weitgehender Abänderungen, die immer schärfer hervortreten, je höher die Entwickelungsstufe, welche zum Vergleiche dient, gewählt wird.

Vergleicht man die bisher abgebildeten Embryonen in aufsteigender Reihe, so wird jeder die Entfaltung der menschlichen Species deutlich erkennen. Verfolgt aber der Blick die Reihe in umgekehrter Richtung, dann gelangt man von Figur zu Figur zu jenen Anfängen, welche mit ihrem fremdartigen Gepräge nur noch die Merkmale des Wirbeltieres erkennen lassen. Die Embryonalentwickelung des Menschen lässt den Fortschritt von einfachen und, bei zahlreichen Organismen ganz oder nahezu gleichen Bildungen, zu immer mehr verschiedenen Strukturen leicht erkennen. Die Homologie bestimmter embryonaler Organe wird immer grösser und umfassender, auf einer je früheren Entwickelungsstufe die Vergleichung der Teile beginnt, wie folgendes Beispiel lehrt: der Kiemenbogen eines Fisches und der Unterkiefer der Säuger und des Menschen haben in ihrer definitiven Ausbildung nicht die geringste Ähnlichkeit. Während der Embryonalentwickelung besteht aber diese Ähnlichkeit in hohem Grade. Das Studium dieser Kiemenbogen und ihrer Beziehung zu einander hat die entscheidende Klarheit gebracht, dass diese Teile in einem nahen Zusammenhange stehen. Ein gemeinschaftlicher Knorpel dient beiden zur Grundlage. Noch mehr: die zwei Gehörknöchelchen der Säugetiere, der Hammer und der Ambos, entsprechen einem Teil jener Knorpelmasse, die in der dünnen knöchernen Scheide des Fischunterkiefers steckt und unter dem Namen des Meckelschen Knorpels bekannt ist. Man würde diesen Zusammenhang gewiss niemals ermittelt haben, wenn man sich durch embryologische Untersuchung nicht überzeugt hätte, dass derselbe embryonale Knorpelbogen, welcher bei den Fischen als Ausfüllung der Unterkieferlade teilweise persistiert, bei den höchsten Wirbeltieren und dem Menschen in seinem oberen Stücke die genannten zwei Gehörknöchelchen liefert. An diesem einen Beispiel ist der Grad der Übereinstimmung, aber auch der Grad der Divergenz der Embryonen wie der ausgebildeten Wesen wohl zu erfassen und damit ergiebt sich die Berechtigung des biogenetischen Grundgesetzes. Soviel man auch über dasselbe schon gestritten hat und noch streiten wird, ein wichtiger Punkt steht fest, dass die geschichtliche Entwickelung der Organe in der Ontogenie

Homologie.

sich abspiegele. Ist es aber überhaupt festgestellt, dass Eigentümlichkeiten der Vorfahren in gewissen Entwickelungsstufen wieder erscheinen können, dann birgt diese eine Anerkennung schon die „ungemein heuristische Wichtigkeit" in sich, welche Lange dem biogenetischen Grundgesetz nachrühmte. Man gestatte doch den Ausdruck „Gesetz", der immer erlaubt ist für den allgemeinen Nachweis von Thatsachen, die durch die Beobachtung ermittelt sind. Die Allgemeinheit der Thatsache ist aber unbestreitbar nicht bloss für Wirbeltiere, sondern auch für die anderen Tierkreise. In jedem Embryo steckt eine doppelte Natur, die eine, der der Stempel des genealogischen Zusammenhanges eines besonderen Kreises aufgeprägt ist, die andere, welche die spezifische Form der Species zur schliesslichen Entwickelung bringt. Man kann diese Regel taufen, wie man will, aber an sich ist ihre Herrschaft unbestreitbar[1]).

2. Palingenesis und Cänogenesis[2]).

Palingenesis bezeichnet die Wiederkehr alter Merkmale tierischer Organisation bei den Embryonen unter dem Einfluss der Vererbung. Solche Merkmale gestatten stets einen Rückschluss auf den Bau der (entwickelten) Vorfahren und gelten allgemein als keimesgeschichtliche (palingenetische) Wiederholungen, wie Kiemenbogen, Kiemenspalten, die Wolffsche Niere u. dergl. m. Wenn menschliche Embryonen wie die aller Amnioten stets wieder die ebengenannten Organe wiederholen, so deutet dies an, dass sie durch Vererbung von einem niedrigen, bewirbelten Vorfahren herrühren und setzt voraus, dass irgend ein Urfisch die Stammform aller Wirbeltiere gewesen sei.

Nicht alle Merkmale der menschlichen und tierischen Embryonen sind aber auf Vererbung von einer uralten fischähnlichen Stammform zurückführbar. Viele Merkmale gehören der spezifischen Natur der Klassen, Ordnungen, Familien und Species selbst an, sind erst später erworben worden und gestatten als solche keine weit zurückgreifenden Schlüsse. Solche Organe waren der Urform der Wirbeltiere fremd, sie treten neu zu der primitiven — alten — Organisation hinzu, und werden zum Unterschied von den vorerwähnten cänogenetische, neue, fremdartige Merkmale genannt. Ihre Zahl wird um so grösser, je höher die Organisationsstufe und je weiter rückwärts in dem Tierkreis die Urform gesucht wird. Jedes Organ, das also erst innerhalb der Klasse der Säuger erworben wurde, und von dem weder die Entwickelung der Reptilien noch die der Amphibien und Fische etwas auf

---

[1]) Eine interessante Betrachtung über die spezifische Physiognomie der Embryonen und über den ganzen Standpunkt in dieser verwickelten Frage siehe Hugo Spitzer, Beiträge zur Descendenztheorie. Leipzig 1886. Abschnitt 5. — [2]) Palingenesis (griech.) = ursprüngliche Entwickelung, Wiedergeburt von *πάλιν* wiederho't und *γενεά*, Erzeugung.

weist, ist neu, z. B. die Placenta. Sie hat zwar auch eine geschichtliche Entstehung, aber sie spielt sich nur innerhalb der Klasse der Säuger ab. Auch die Niere der Amnioten ist im Vergleich mit der der fischähnlichen Urform neu, wie die spätere Betrachtung dieses Organs ergeben wird. (Siehe exkretorische Organe.) Solche neue der Urform fremde Befunde ergeben sich von den ersten Entwickelungsstufen an. Schon im Verlaufe des Teilungsprozesses des Eies treten sie auf, denn die verschiedenen Arten der Eifurchung hängen, wie schon gezeigt wurde, von dem jeden Ei zugeteilten Dotterquantum ab. Grosse mit viel Nahrungsdotter versehene Eier bezeichnen eine neue Form gegenüber den einfacheren und unzweifelhaft älteren Eiformen ohne Nahrungsdotter. Grosse Dottermengen kann man demnach als ein, der Urform des Eies gegenüber fremdes Merkmal bezeichnen. Man hat um so mehr Recht hierzu, als diese neue Zuthat eine ganze Reihe von Abänderungen des Entwickelungsprozesses mit sich bringt. Sie führt zur Dottersackbildung, zu einer doppelten Herzanlage, zu langdauernder Rumpf- und Darmspalte, zu dem merkwürdigen Umwachsungsphänomen der Dotterkugel u. dergl. m. Alle diese Erscheinungen sind, wenn der einfache Grundtypus eines Wirbeltieres ins Auge gefasst wird, fremdartig, neu[1]).

3. Urform der Wirbeltiere[2]).

In einem Buche, das der Entwickelungsgeschichte des Menschen gewidmet ist, darf die Frage nach der Urform der Wirbeltiere nicht mit Stillschweigen übergangen werden. Hat ja doch der menschliche Embryo in all seinen Organen wie in der Körperform so viele tiefgehende Zeichen der Stammesverwandtschaft mit den Wirbeltieren, dass die Frage nach dem Warum fast zu allen Zeiten in den Vordergrund getreten ist. Der Mensch ist seinem ganzen Körper nach ein echtes Wirbeltier, und besitzt in der charakteristischen Lagerung und Zusammensetzung seiner Organe alle diejenigen Eigenschaften, welche nur diesem Tierstamme zukommen, allen anderen Tierstämmen hingegen fehlen. Er ist das Ende einer langen Reihe von Vertebraten, deren Stammform unter den im Wasser lebenden gesucht werden muss.

---

1) Siehe Gegenbaur, Anat. Anz. 1888. Vogt, C., Mém. l'Inst. Nat. Genev. 1887. Wiedersheim, Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. 2. Aufl. 1893. Freib. u. Leipzig — 2) Seit dem Erscheinen des grossen Darwinschen Werkes sind die Versuche zur Lösung aufs Neue in Fluss geraten. Das Problem von der Stammesverwandtschaft der Wirbeltiere untereinander und das sich unmittelbar anschliessende, von der Stammesverwandtschaft der Wirbeltiere mit den Wirbellosen ist seit jener Zeit nicht mehr zur Ruhe gekommen. Diese grossen Probleme sollen jedoch hier nicht in extenso erörtert werden, ja das letztere wird in der That nur gestreift, von dem ersteren aber, das die Urform der Wirbeltiere als Ausgangspunkt nehmen muss, möge der thatsächliche Schatz unserer Kenntnisse kurz angedeutet werden. Eine Menge Hinweise sowohl in diesem Buch, als weitgreifende Erörterungen in der angegebenen Litteratur bleiben sonst unverständlich, ja würden dem Leser geradezu fremdartig erscheinen. Bei all diesen Betrachtungen wird der Bau des menschlichen Organismus in den Vordergrund gestellt und von bekannten der systematischen und vergleichenden Anatomie angehörigen Thatsachen ausgegangen.

Die kiemenatmenden Fische sind die ältesten uns erhaltenen Wirbeltiere und unter diesen sind es die Knorpelfische, welche am frühesten auftraten und nach der Ansicht aller kompetenten Beobachter wegen ihrer einfachen Organisation jedenfalls in vielen Eigenschaften dem Typus der Stammform noch nahestehen. Die Vorstellung, welche man sich von dem Bau der Stammform auf Grund der vergleichenden Anatomie und Embryologie macht, ist selbstverständlich eine Abstraktion, der aber das gesamte thatsächliche Wissen unserer Zeit zu Grunde liegt.

Die haifischähnlichen Formen der Selachier bieten für diese Betrachtungen eine gute Grundlage. Keine der jetzt lebenden Formen ist zwar im strengen Sinne als Stammform aufzuzeigen, denn diese ist verschwunden, indem sie sich höher entwickelte. Allein die noch vorhandenen Selachier deuten die Beschaffenheit dieser Stammform in der Hauptsache zweifellos noch an[1]). Der gestreckte cylindrische Körper hatte, wie noch heute alle Wirbeltiere, zwei Hohlräume, welche durch eine Scheidewand von einander getrennt sind: der dorsale Hohlraum enthält das Medullarrohr, der ventrale das Darmrohr mit dem Herzen und dem Hauptgefässsystem. Die menschlichen Embryonen verhalten sich auch wie die vorausgesetzte Urform. — In der Mittellinie der Scheidewand liegt bei allen Wirbeltieren die Chorda, in dem embryonalen Zustande eine längliche cylindrische Zellenmasse, die bei dem Amphioxus und den Haien sich das ganze Leben durch erhält, bei der Mehrzahl der Wirbeltiere und auch bei dem Menschen durch die Wirbelsäule grösstenteils verdrängt wird. Die Urform besass also ebenfalls eine Chorda und gehörte zu den Chordaten. Alle Embryonen der Wirbeltiere besitzen an der Wandung des visceralen Hohlraumes, hinter der Mundöffnung eine Reihe von Verdickungen, in der Hauptsache senkrecht zur Längsachse. Es sind dies die Kiemenbogen. Die Zwischenräume zwischen ihnen werden zu Spalten. Die Urform der Wirbeltiere hatte, das ist der zweifellos berechtigte Schluss, ebenfalls diese Einrichtung; diese alte phylogenetische Entwickelungsstufe muss mit geringfügiger Ausnahme auch noch der menschliche Embryo durchmachen und vier Kiemenbogen entwickeln. Alle Wirbeltiere mit Ausnahme des Amphioxus besitzen ferner ein mit Klappen versehenes Herz und allen kommt ein Leber-Pfortadersystem zu. Diese Organe treten bei den Embryonen sehr früh auf. Die Anlage des Herzens gehört zu den frühesten Bildungen, es ist schon zwischen dem 12.—15. Tage der Befruchtung, d. i. bei menschlichen Embryonen von nur etwas mehr als 2 mm Länge gefunden worden, und um den 25. Tag, d. i. bei einer Embryonallänge von nur 5 mm, besteht schon ein Pfortaderkreislauf. Herz- und Pfortaderkreislauf ge-

1) Aus der reichen Litteratur dieses Gegenstandes nenne ich: Haeckel, E., Anthropogenie. Darin besonders der Abschnitt: Die Wirbeltiernatur des Menschen. Semper, C., Die Stammesverwandtschaft der Wirbeltiere und Wirbellosen.

hören also zweifellos auch zu den fundamentalen Apparaten der Säftecirkulation, welche die Urwirbeltiere besassen.

Alle Wirbeltiere und ungezählte Scharen von Wirbellosen besitzen ferner Muskeln. Bei allen gehen sie im embryonalen Zustand aus den Urwirbeln hervor. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Stammform der Wirbeltiere eine Muskulatur besass, welche sich in dem embryonalen Zustande durch Urwirbel anlegte, wie dies bei dem Menschen und allen Wirbeltieren, dem Amphioxus nicht ausgenommen, der Fall ist. Also auch der Mensch entwickelt seine Muskeln nach dieser alten Methode, und es kann unter solchen Umständen kaum Verwunderung erregen, dass sie mit derjenigen der Tiere in so hohem Maasse übereinstimmt. Nachdem mehrere Tierkreise der Wirbellosen ebenfalls ihre Muskulatur mit Hülfe von Urwirbeln aufbauen, darf man annehmen, dass diese Bestandteile des Wirbeltierleibes von den Wirbellosen her vererbt wurden. Von Sinnesorganen besass die Stammform der Wirbeltiere jedenfalls Riechgruben, ein Augenpaar und ein Paar Gehörbläschen; die Verbreitung dieser Sinnesorgane bei allen bewirbelten Wesen macht diesen Schluss vollauf berechtigt [1]). Es bedarf ferner keiner Begründung, dass die Urform der Wirbeltiere auch ein Darmrohr besass, mit einer Trennung in zwei Hauptabteilungen: einer vorderen, mit Kiemen versehenen Hälfte, welche vorzugsweise zur Atmung, und einer hinteren, welche der Verdauung diente. Zu diesen Organen kamen endlich noch die Urnieren, zwei neben der Chorda längsverlaufende Drüsen, welche auch bei dem menschlichen Embryo vorübergehend noch auftreten und sogar Harn absondern, bei den Fischen und Amphibien aber zeitlebens als exkretorischer Apparat funktionieren. Mit ihm verbunden bestanden Geschlechtsdrüsen. — Die aufgezählten Organe, die jeder Kraniote entwickelt und die für die Erhaltung des Individuums und der Species unerlässlich sind, hatte auch die Urform desjenigen Tierkreises, dem unser eigener Körper entstammt. Dafür tritt die ganze vergleichende Anatomie und die Embryologie mit ihren Beweisen ein.

Brust- und Bauchglieder, also flossenartige Extremitäten besass diese im Wasser lebende, den Selachiern nahestehende Urform nach der Voraussetzung vieler Naturforscher noch nicht, sondern lediglich einen Flossensaum, ähnlich dem des Amphioxus oder des Frosches in der ersten Periode seines Lebens. Aber diese Auffassung wird noch nicht von Allen geteilt und noch schweben gerade hierüber ausgedehnte Diskussionen. So viel ist sicher, dass Gliedmassen in Form von Brust- und Bauchflossen zu den ältesten Lokomotionseinrichtungen gehören, und dass sie der Ausgangspunkt für die höheren Formen dieser Apparate geworden sind.

---

[1]) Beim Amphioxus fehlen diese Sinnesorgane zum Teil, wahrscheinlich infolge von Rückbildung.

Die Forschung hat ihre Studien noch jenseits, über den Kreis der Wirbeltiere hinaus fortgesetzt, um die Urform zu finden, denn offenbar stammt sie von wirbellosen Wesen ab. Allein diese Bestrebungen haben noch zu keinem endgültigen Resultat geführt. Es werden die Tunikaten und darunter die Ascidien in den Vordergrund gestellt. Ascidien. Ihre Larven sind nämlich der Form der Kaulquappen während der Entwickelung etwas ähnlich und zeigen in der relativen Lage ihres Nervensystems in dem vorübergehenden Auftreten von Urwirbeln und in dem Besitz eines Stranges, der mit der Chorda dorsalis der Wirbeltiere in vielen Eigenschaften übereinstimmt, verwandtschaftliche Züge von höchster Bedeutung. Aber die Anneliden sind ebenfalls mit Zeichen Anneliden. ausgestattet, welche es erlauben, sie als eine Grundform der Wirbeltiere hinzustellen. Semper ist bei Untersuchung von Haifisch-Embryonen auf die Entstehung der Niere und der Geschlechtswege aus segmentalen Kanälen gestossen und hat darin mit Recht verwandtschaftliche Zeichen mit wirbellosen Tieren und zwar mit Würmern erkannt. Es werden gegenwärtig auch nach dieser Seite hin Anstrengungen gemacht, um den Schlüssel zu jener Quelle zu finden, aus welcher die Wirbeltiere herstammen. Wie auch das Resultat ausfallen möge, man würde daraus folgern dürfen, dass in einer äusserst frühen Periode eine Gruppe von wirbellosen Tieren existierte, welche in zwei grosse Zweige auseinanderging: der eine Zweig entwickelte sich in der Reihe der Wirbellosen weiter, während der andere sich zu der Krone und Spitze des ganzen Tierreichs dadurch erhob, dass er die Wirbeltiere entstehen liess[1]).

Kriterien für die Unterscheidung normaler pathologischer menschlicher Embryonen.

Die grosse Mehrzahl der Embryonen, welche der Beobachtung zufallen, entstammen abortiv ausgestossenen Früchten, die Minderzahl wird in den Leichen rasch verstorbener Frauen gefunden. Von diesen letzteren darf man annehmen, dass sie von normaler Beschaffenheit sind. Nicht das nämliche gilt von den abortiv ausgestossenen Früchten. Der grösste Teil derselben weist auf Missbildungen. Es ist sehr wichtig, einige Kriterien zu besitzen für die Entscheidung der Frage, ob ein Embryo normal oder pathologisch sei. Wertvolle Vergleichspunkte liefern gute Abbildungen normaler Embryonen. Um Tierembryonen auf ihre normale Beschaffenheit zu prüfen, wenden wir dieselben Mittel an. Wir

[1]) Kowalewsky, A., Mém. Acad. Sc. St. Petersbourg. Tom. 10. No. 15. 1866. Arch. f. mikroskop. Anatomie. 7. Bd. 1871. v. Kupffer, Arch. f. mikroskop. Anat. 6. Bd. 1870. v. Baer, Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wirbeltiere? Darwin, Ch., Die Abstammung des Menschen. Übersetzt von Carus. Stuttgart 1871. Dohrn, Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. Leipzig 1875. Semper, Das Urogenitalsystem der höheren Wirbeltiere erklärt durch das der Plagiostomen. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. 1875 und 1876.

versuchen ferner, durch Serien gut konservierter Exemplare Vergleichsmaterial zu schaffen. Für menschliche Embryonen sind wir auf ähnliche Hülfsmittel angewiesen und auf die vorhandenen plastischen Nachbildungen. Andere Kriterien sind:

1. Die Grössenverhältnisse der Hüllen: alle bis jetzt bekannt gewordenen unzweifelhaft guten Embryonen des ersten Monates sind von Amnion knapp umkleidet[1]). Ungefähr von der fünften Woche an hebt sich unter gleichzeitiger Verlängerung des Bauchstiels das Amnion etwas vom Körper ab, anfangs nur um wenige Millimeter. Bildet das Amnion einen weiten Sack schon in den ersten Wochen, so ist dies ein Zeichen pathologischer Verhältnisse. Oft ist das Missverhältnis so bedeutend, dass eine Fruchthöhle von 5—6 cm ein embryonales Gebilde von nur einigen Millimetern umschliesst, das mit dem Chorion durch einen festen Gewebsstrang verbunden ist.

2. Normale und im frischen Zustand befindliche Embryonen sind bis zu einem gewissen Grade durchsichtig. Menschliche Embryonen verhalten sich in dieser Hinsicht wie die Embryonen der Tiere, welche im frischen Zustande viele Einzelnheiten, namentlich die Blutgefässe die Leber, die Hirnblasen durch die Haut hindurch erkennen lassen. An Spirituspräparaten — sehr viele Früchte kommen konserviert in unsere Hände — ist die Durchsichtigkeit natürlich nicht mehr vorhanden, gleichwohl besitzen die Embryonen noch manche Eigenschaften, welche auch bei äusserer Betrachtung den Schluss auf normale Beschaffenheit erlauben. Es sind dies scharf geschnittene Formen der Oberfläche, die auf diesen Entwickelungsstufen noch so viel von den tief liegenden Organen erraten lassen. Selbstverständlich sind auch diese Zeichen nicht absolut massgebend, doch wird ein solches Objekt bei dem Mikrotomieren meist scharf gezeichnete Bilder der Zellenleiber und Zellengruppen ergeben.

3. Das Chorion von Embryonen vom Ende der zweiten und dem Beginn der dritten Woche zeigt in normalen Fällen einen Durchmesser von 6—12 mm, schwankt also innerhalb beträchtlicher Grenzen: Im Verlauf der vierten Woche betragen die Durchmesser 1,8—3 cm. Wo also bei einem bestimmten Entwickelungszustand des Embryo das Chorion allein, oder Chorion und Amnion in ihren Dimensionen die angegebenen Grenzen wesentlich überschreiten, da darf man den eingeschlossenen Embryo nur mit Vorsicht benützen.

4. Das Körperende menschlicher Embryonen besitzt eine Gestalt, die mit derjenigen der Säuger in einem wesentlichen Punkte übereinstimmt, in einem anderen dagegen abweicht. Der Punkt der Übereinstimmung liegt in dem schwarzförmigen Ende, in einem embryonalen

[1]) His, Arch. Anat. S. 418. 1880.

Wirbelschwanz, der teilweise reduziert wird und in die Tiefe unter die Haut, durch die Vergrösserung der Beckenpartie des Rumpfes, zurücksinkt. Eine wichtige Abweichung besteht jedoch in dem Fehlen einer freiliegenden Allantois, wie sie sonst alle Amnioten besitzen, abgesehen von den schon erwähnten Primaten. Menschliche Embryonen mit allantoisähnlichen Bildungen sind daher pathologisch wenigstens in Bezug auf die Bildung des Rumpfendes.

Die mikroskopische Prüfung der Objekte wird nur selten über normale oder pathologische Natur zu entscheiden haben, weil die äussere Betrachtung hierfür ausreichende Anhaltspunkte bietet. Dagegen kann die Frage auftauchen, ob der Embryo genügend frisch war, als er durch die Härtungsmittel fixiert wurde. Es hat sich in dieser Beziehung folgendes ergeben: Objekte, die längere Zeit nach der Ausstossung ohne entsprechende Fixierung aufbewahrt wurden, gelangen zunächst in einen Zustand der Zersetzung, der die Zellen in eine körnige Masse umwandelt, so dass man die Zellengrenzen nicht mehr unterscheiden kann [1]). Das Rückenmark zeigt unter solchen Umständen keinen Centralkanal mehr, weil kleine Körnchen ihn erfüllen. So können die Hohlräume der primären Augenblase, des Labyrinthbläschens u. s. w. verschwinden und die Grenzen aller Organe unbestimmt werden, obgleich die äussere Form des Embryo eine relativ wohlerhaltene Beschaffenheit aufweist. Denselben Einfluss hat wohl auch das längere Verbleiben eines toten Embryo in dem Uterus, ehe die Ausstossung erfolgt. Doch fehlen hierüber noch ausführliche Beobachtungen.

Längen- und Altersbestimmungen der Embryonen und der Föten.

Die Beurteilung des Alters eines menschlichen Embryo beruht auf Messung und den Nachrichten über die Dauer der Schwangerschaft. Bei der Feststellung der Maasse gilt folgendes: für die verschiedenen embryonalen Entwickelungsstufen muss sich das Maass der Körperform anpassen. Anfangs ist der Embryo gerade gestreckt. Die Messung wird also die sog. gerade Länge, der Körperachse entsprechend, wiedergeben und sich von dem vordersten Ende des Embryo bis zu dem hintersten erstrecken. Dabei muss der Bauchstiel besonders berücksichtigt werden. Vor Eintritt der Krümmung gelten also die absoluten Längenmaasse, weil der Embryo annähernd gerade gestreckt ist [2]) (s. 1, 2, 3 der Fig. 142). Auf einer zweiten Entwickelungsstufe krümmt sich der Embryo radförmig zusammen, es wird also auch die Körperachse gekrümmt und sie kann bei der Messung die Körperlänge nicht mehr in Betracht kommen. Es ist zu schwierig und unsicher, an den kleinen und zarten Objekten der Körperkrümmung entlang zu messen. Man nimmt deshalb den geraden Durchmesser des fast kreisförmig zusammengerollten Embryo.

Gerade Länge.

---

[1]) Über abnorm gebildete Embryonen siehe: His, a. a. O. 2. Bd. Leipzig 1882. Giaccomini, C., Atti d. R. Accad. d. Sc. Torino., vom Jahr 1888—1894. Windle, Journ. of Anat. Vol. 26—28. — [2]) Andere Embryonen dieser Stufe im Text S. 198, 200, 202, 203.

Der eine Messpunkt geht vom „Nacken aus", das heisst von der Stelle, wo das Rautenhirn sich befindet. In einer bestimmten Periode, am Ende des ersten Monats, hat nämlich die Krümmung so zugenommen,

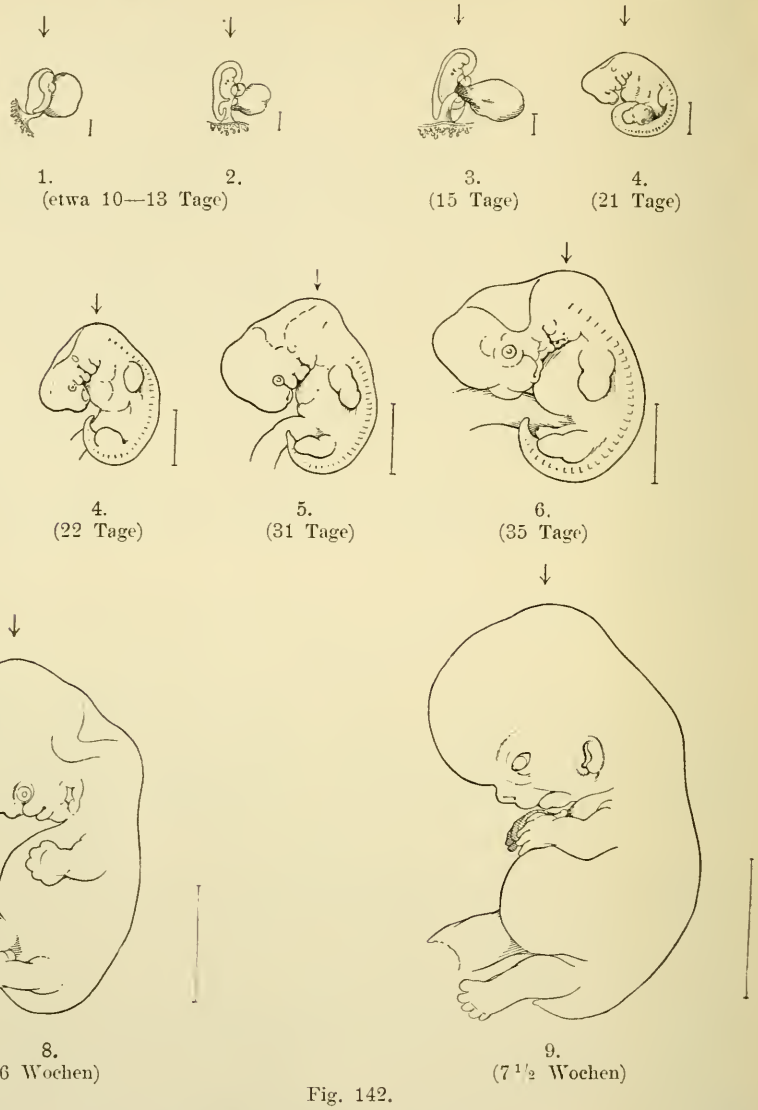


Fig. 142.

Übersicht der Körperform menschlicher Embryonen. Die Pfeile deuten die Art der Längenmessung an: gerade Länge wie in 1, 2 und 3, Nackensteisslänge wie in 5, 6 und 7, Scheitelsteisslänge wie in 8 und 9. Die Linien geben die nat. Grösse an.

dass Kopf- und Steissende beinahe bis zur Berührung einander entgegengerückt sind und der Nacken in Form eines Höckers „Nackenhöcker" auffallend stark hervortritt. Die Extremitäten bilden breite Lappen, die Nabelblase ist jetzt bereits gestielt. Von diesem Nackenhöcker wird

bis zu jenem Punkt des gekrümmten Beckenendes gemessen, der dem höchsten Punkt des Nackenhöckers direkt in gerader Linie gegenüberliegt. Die Länge heisst die Nackensteisslänge (siehe die II. Reihe, Fig. 142). Nackensteisslänge.

Im zweiten Monat streckt sich der Embryo wieder, der Scheitel wird allmählich der höchste Punkt. Die Länge wird dann durch ein Maass ausgedrückt, das die Entfernung zwischen den beiden entfernten Punkten des Scheitels und des Steisses angiebt und das als Scheitel-Steisslänge bezeichnet wird (siehe 6 und 7 in Fig. 142). Zwischen 4 mm und 14 mm ist die Nackenlinie die längste durch den Körper führbare Gerade. Dann beginnt die Wiederaufrichtung des Kopfes und nunmehr trifft die längste Gerade mehr und mehr den Scheitel. Von 20 mm an ist es berechtigt, von einer Scheitellinie zu sprechen, um damit gleichzeitig anzudeuten, dass der Kopf sich aufrichtet. Den eben geschilderten Längsmassen entspricht auch jedesmal eine Achse, die gerade Achse. Bei Embryonen von 4—14 mm Länge wird sie als Nackenlinie bezeichnet, bei älteren Embryonen als Scheitellinie. Damit sind schon wichtige Orientierungspunkte gewonnen, denn sie gestatten die Verwendung der in der Anatomie gebräuchlichen Ortsbezeichnungen: medial, median, lateral, proximal, distal u. s. w. Für die Einzelbeschreibung der Organe, besonders auch für diejenige des Kopfes, ist es zweckmässig, jene Lagebezeichnungen und Orientierungen durchzuführen, an die wir von der systematischen Anatomie des Menschen her gewöhnt sind. Mag also der Kopf noch so sehr dem Steissende zugewendet sein, man verwendet bei seiner Beschreibung die Ortsbezeichnungen der Anatomie. Scheitelsteisslänge. Achse.

Mit den oben gegebenen Maassen wird gleichzeitig eine Bestimmung des Alters erreicht, wie aus den früheren Blättern ersichtlich wurde. Eine bezügliche Tabelle soll beigefügt werden. Zunächst sei noch folgendes Maass für die Bestimmung des Alters erwähnt: die Kopflänge (Born), auch Kopftiefe (His) (Fig. 139), wird gemessen von dem am weitesten vorstehenden Punkte des Grosshirns bis zu dem am weitesten nach hinten vorspringenden Punkte des Mittelhirns. Bei Tieren kommt als vorderster Punkt sehr bald die Schnauze in Betracht. Dieses Maass ist zuverlässiger als die Scheitelsteisslänge. Bei den Tieren wird das Alter gerechnet von dem Termin des ersten Belegens des Muttertieres. In andern Fällen wird diese Bestimmung nach der Vergleichung mit Embryonen gewonnen, bei denen der Belegtermin bekannt war. Bei dem Menschen wird nach der letzten Menstruation gerechnet, wie schon oben erwähnt. Um für das Alter der Frucht eine Bestimmung zu haben, ist folgendes, ungefähr zutreffendes Verhältnis zu berücksichtigen.

1 cm Länge der Frucht deutet auf das Ende des 1. Monates,
4 „ „ „ „ deuten „ „ „ „ 2. „
9 „ „ „ „ „ „ „ „ „ 3. „

16	cm	Länge	der	Frucht	deuten	auf	das	Ende	des	4.	Monates
25	„	„	„	„	„	„	„	„	„	5.	„
30	„	„	„	„	„	„	„	„	„	6.	„
35	„	„	„	„	„	„	„	„	„	7.	„
40	„	„	„	„	„	„	„	„	„	8.	„
45	„	„	„	„	„	„	„	„	„	9.	„
50	„	„	„	„	„	„	„	„	„	10.	„

Es ist wohl zu beachten, dass bei dieser Längenmessung die Beine durch Streckung ebenfalls berücksichtigt werden; das ist aber aus nahe liegenden Gründen (vergl. Fig. 142) nur von der 7. Woche an durchführbar. Weitere Angaben, auch über das Gewicht, siehe in den Handbüchern der Geburtshülfe. z. B. K. Schroeders Lehrbuch, 10. Auflage, neu bearbeitet von Olshausen und Veit, Bonn 1888. Dort auch weitere Litteraturangaben.

V. Teil.

Entwickelung der Systeme und Organe.

I. Entwickelung des Skelettsystems.

Allgemeines.

Im frühesten Zustande der Wirbeltier-Entwickelung stellt die Chorda dorsalis das einfache Skelett dar und gleichzeitig die Achse des Körpers. So ist es auch bei den menschlichen Embryonen (Fig. 67 auf S. 122). Darauf folgt bald die Anlage des gegliederten Skelettsystems, das bis zu seiner vollen Ausbildung mehrere Stufen durchläuft. Zunächst scheiden Zellenmassen aus den Myotomen für die Anlage der Wirbel aus, die sog. Sklerotome. Dieser Prozess beginnt bei menschlichen Embryonen am Ende der dritten Woche. Die Mesodermzellen umschliessen allmählich in dichten Zügen die Chorda und die Anlage des Centralnervensystems und stellen auf solche Art ein Doppelrohr von verschieden dicken Wandungen dar. In dem dorsalen Rohr mit dünner Wand liegen Hirn und Rückenmark eingeschlossen. In dem ventralen Rohr mit dicker Wand die Chorda. Die dicke Wand ist die mesodermale Grundlage für die Wirbelkörper, die dünne Wand bildet sich allmählich in die Wirbelbogen mit ihren Fortsätzen um.

Das Skelett der Gliedmassen baut sich, wie dasjenige des Rumpfes, aus mesodermalem Gewebe auf, und zwar sind es wieder dichtere Zellenmassen, welche die Strahlen andeuten, in denen später als feste Säulen die Knochen in die Erscheinung treten. An solchen mesodermalen Strängen sind die Kerne kleiner, sie stehen dicht gedrängt, sind fast alle von derselben Grösse; zwischen ihnen findet sich nur eine geringe Menge von Protoplasma. Allmählich rücken diese Zellen auseinander und bilden mit einer geringen Menge von Zwischensubstanz den Vorknorpel; dieser vermehrt sich und geht schliesslich in den bekannten hyalinen Knorpel über, in dessen Kapseln die Abkömmlinge der mesodermalen Zellen liegen, die nunmehr Knorpelzellen

heissen und eine grössere Menge von Protoplasma um sich besitzen, als dies bei dem Beginn des Prozesses der Fall war.

Dieser histogenetische Prozess steht aber sowohl in dem Rumpf als in den Extremitäten bereits unter der Herrschaft des zukünftigen gegliederten Skelettes, denn die Verknorpelung schafft sofort die einzelnen Anlagen der späteren bleibenden Skelettteile. Die Wirbel, Vertebrae, werden z. B. knorpelig angelegt, nicht aber die Bänder (Ligamenta columnae vertebralis). An ihnen macht stets die Umwandlung in hyalinen Knorpel Halt. Die nämliche Erscheinung kehrt in den Extremitäten wieder. Der Vorknorpel zeigt zwar die Richtung, in der sich das Skelett entwickelt, allein in diesem Strang tauchen erst, durch helle Zwischensubstanz getrennt, die knorpeligen Anlagen für die einzelnen Teile auf. Da erscheinen Knorpelherde für den Femur, für die Tibia, die Fibula und für die Elemente des Tarsus, und ebenso ist es an der oberen Extremität für die homodynamen Abschnitte. Die Zwischensubstanz zwischen diesen Knorpelherden, ebenfalls aus Mesodermzellen bestehend, wird zum Aufbau der Gelenke verwendet. Bezüglich der knorpeligen Centren stellt sich ferner heraus, dass bei den Extremitäten die distalen Abschnitte oft gleichzeitig mit der proximalen angelegt werden.

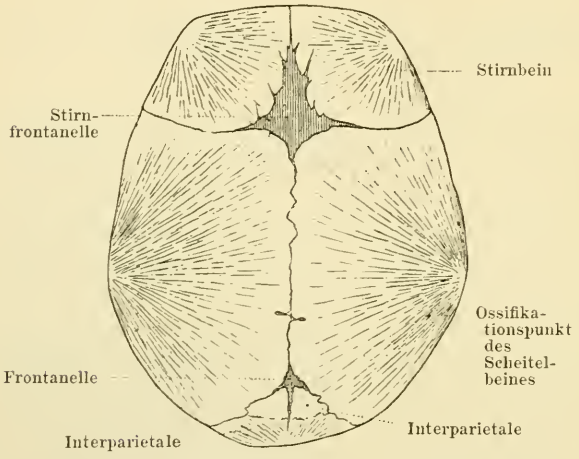


Fig. 143.
Hautknochen bei dem Neugeborenen. Schädeldach von oben gesehen. Um die Hälfte verkleinert.

Die Umwandlung des Mesoderm in Knochen geschieht auf verschiedene Weise:

1. Durch Übergang in Vorknorpel, dann in hyalinen Knorpel und endlich durch die Zwischenstufe der Verkalkung in den echten Knochen, auch primärer Knochen genannt. Es ist dies die Verknöcherung auf knorpeliger Grundlage.

2. Durch Verknöcherung auf bindegewebiger Grundlage. Den auf solche Weise entstandenen Knochen nennt man: Bindegewebsknochen, sekundären Knochen, auch Hautknochen, weil oft grosse Knochenplatten in dem Bindegewebe der Haut auftreten. Die Haut ist überhaupt die früheste Bildungsstätte knöcherner Teile. An dem Schädel-

dach des Menschen besteht diese Art der Knochenbildung noch fort. Der Ausdruck Deck- und Belegknochen wird dann angewendet, wenn Knochen dicht auf dem Knorpel entsteht und ihn bedeckt. Auch bei der Entstehung des Bindegewebsknochens giebt es eine Zwischenstufe der Verkalkung. Die Grundsubstanz wird zunächst von Kalksalzen feinkörnig getrübt. Man bezeichnet dies auch als Sklerose oder Sklerosierung. Auch die Bindegewebsbündel verkalken, „sklerosieren". An dem Schädel des 12 Wochen alten Fötus ist dieser Prozess eben im Beginn. Die Verknöcherung des Bindegewebes beginnt, wie bei den knorpelig präformierten Knochen, von einem bestimmten Punkt aus. Von ihm aus schreitet dann der Prozess radiär fort. Bei 6—7 monatlichen Föten ist die radiäre Anordnung deutlich erkennbar, für welche die Ausgangsstelle den Mittelpunkt abgiebt. Auch an den Knochen neugeborener Kinder und vieler junger Tiere ist dieses Verhalten noch deutlich (Fig. 143).

Gegenbaur, Jenaische Zeitschr. Bd. 1. 1864. Bd. 3. 1867. — Strasser, Morph. Jahrb. 5. Bd 1879, und die Lehrbücher der Histologie.

a) Entwickelung des Kopfskeletts, Craniogenesis[1]).

Die Entwickelung des Schädels vollzieht sich in dem Mesoderm der Kopfanlage. Dort findet keine Trennung in viscerales und parietales Blatt des Mesoderm statt wie am Rumpf, es fehlt also auch die Cölomspalte. Dieses ungespaltene Mesoderm entwickelt sehr umfangreiche Teile, vor allem die Hirnkapsel, ferner die Sinneskapseln für das Auge, für das Labyrinth und für das Geruchsorgan. Dazu kommen Muskeln, die Lederhaut des Kopfes und die das Gehirn umschliessenden Hirnhäute. Alle diese Teile werden von dem Kopfmesoderm geliefert, das in der frühesten Zeit seitlich von der Anlage des Neuralrohres liegt, also je rechts und links in Form einer Platte. Diese symmetrischen Lager hat man kurz als Kopfplatten (Fig. 144) bezeichnet. Sie sind erst flach ausgebreitet, dann rollen sie sich ventralwärts ein, bis sie sich in der Medianlinie begegnen. Das letztere ist ein komplizierter Vorgang, in dessen Verlauf es zur Entstehung von Kiemenbogen und Kiemenspalten kommt sowie zu einer dazwischen befindlichen Mundbucht. Diese im Beginn einfachen Kopfplatten erhalten in der dritten Woche eine unvollkommene Gliederung. In dem ventralen Teil treten in der Umgebung der Mundbucht die Kiemen- oder Visceralbogen auf und andere noch vielumstrittene Bildungen. Die Chorda reicht anfangs bei allen Tieren und auch bei dem Menschen bis an die primitive Rachenhaut, zieht sich dann aber bald zurück und reicht schliesslich nur bis zur hinteren Sattellehne. An dem embryonalen wie an dem ausgebildeten Schädel ist

[1]) In diesem Abschnitt wird nur die Entwickelung des Schädels beschrieben, nicht diejenige des Kopfes, also nicht die Kephalogenesis, welche erst bei der Entstehung der Kiemenbogen Berücksichtigung finden kann.

also dann die hintere Partie von der Chorda durchzogen und heisst deshalb der chordale Schädelabschnitt oder auch kurz chordaler Schädel, der vordere Abschnitt, der keine Chorda mehr enthält, heisst der prächordale Schädel. Zwischen dem chordalen und prächordalen Schädel liegt die Hypophysis. Durch die Existenz der Chorda erweist sich der Hinterschädel in seinem Aufbau verwandt mit der Wirbelsäule. Er heisst deshalb auch der vertebrale Abschnitt im Gegensatz zu dem Vorderschädel, der als prävertebral bezeichnet wird

In der Entwickelung des Schädels sind drei Stufen zu unterscheiden:

a) Häutiger Primordialschädel: er besteht nur aus Mesoderm, d. h. Hirnkapsel wie Sinneskapseln werden von Bindegewebe um-

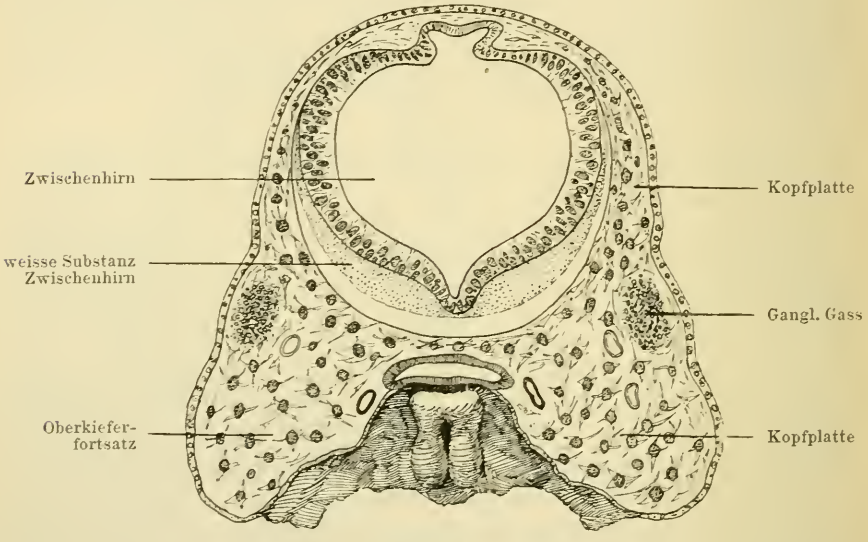


Fig. 144.

Prächordaler Teil des Kopfes. Menschlicher Embryo von 4 Wochen. Die histologischen Elemente, namentlich die mesodermalen Zellen, sind bei starker Vergrösserung eingetragen.

schlossen. An den basalen Teilen ist dieses Gewebe zuerst vorhanden und auch am dicksten. Langsam rückt es dorsalwärts um das rasch wachsende Hirnrohr zu umhüllen. Ist der Umwachsungsprozess durch das Mesoderm vollendet, dann ist ein sog. häutiger Urschädel oder ein häutiges Primordialcranium entstanden. Diese Stufe erscheint an der äussern Oberfläche regelmässig geformt, innen ist sie jedoch uneben. Es erheben sich coulissenartige Membranen, welche die Spalten zwischen den einzelnen. stark gekrümmten Abschnitten des Hirnrohres ausfüllen. Sobald die Hemisphärenblasen auftreten, drängt sich eine längsziehende Scheidewand dazwischen: die primitive Hirnsichel (Fig. 145). An dem Isthmus, dort, wo sich das Mittelhirn von dem Rauten-

hirn trennt, entwickelt sich eine querverlaufende Leiste, später Tentorium cerebelli genannt. Besonders auffallend erhebt sich das Mesoderm an der Basis. Bei Embryonen von 15 mm Kopf-Steisslänge ist dadurch ein ansehnliches Gebilde entstanden: der mittlere Schädelbalken (Rathke) (Fig. 145). Das Mittelhirnbläschen zieht in steilem Bogen über ihn hinweg. Später verfällt er der Reduktion. An seiner Basis bildet sich die hintere Sattellehne. Dort endigt die Chorda. In der hinteren Schädelgrube, dort, wo später das Basilare erscheint, ist ein breites Polster, der hintere Schädelbalken (Rathke).

b) Knorpeliger Primordialschädel, Chondrocranium,

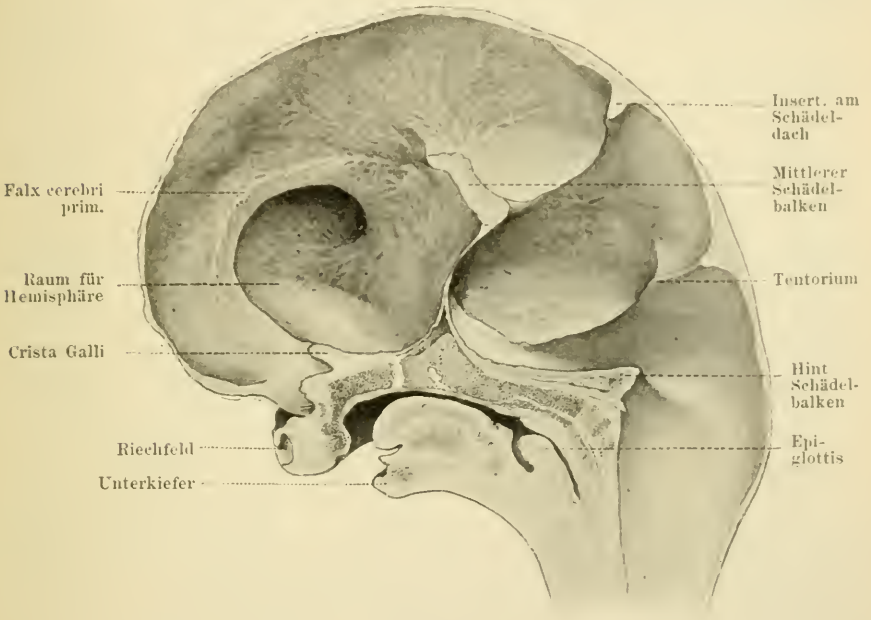


Fig. 145.

Menschlicher Embryo, Anfang der 9. Woche. Medianschnitt. Mittlerer Schädelbalken, Falx cerebri, hinterer Schädelbalken und Tentorium. 12 mal vergr.

heisst die zweite Stufe der Schädelbildung. Die häutige Urform geht dabei teilweise, nämlich an der Basis, in Knorpelgewebe über. Dieses tritt wie bei der Entstehung der Wirbelsäule zuerst in der Umgebung der Chorda auf. Weiter um sich greifend, bildet es zunächst eine knorpelige Grundlage für die Basis der Gehirnkapsel. Der Vorgang lässt in den Hauptzügen die Verhältnisse erkennen, wie sie bei den Kranioten bestehen. Bei menschlichen Embryonen von 17—23 mm Kopfsteisslänge wird die Chorda beiderseits von den symmetrischen Parachordalknorpeln eingeschlossen, die auch oft kurz als Basalplatte bezeichnet werden (Fig. 146). Die Platte ist nach hinten verlängert, um die Anlage der Gelenkfortsätze, die Exoccipitalia, herzustellen. Zu beiden Seiten liegen,

nur in schmälerer Verbindung, die ovalen Labyrinthkapseln. Der prächordale Schädel beginnt vor dem Hypophysenloch, das bei dem Menschen quergestellt und klein, bei den meisten Tieren länglich und sagittal gestellt ist. Diese Öffnung, in der vergleichend-embryologischen Sprache als Intertrabekularraum bezeichnet, ist von der symmetrisch angelegten Trabekeln (Trabes) begrenzt, die sich oralwärts zur Ethmoidalplatte durch Konkrescenz vereinigen. Diese Platte verlängert sich nach vorn zu der Mesethmoidplatte, welche später zum Teil Vomer wird. Eine knorpelige Muschelfalte schliesst sich daran. Es ist dadurch der Beginn der Nasenkapsel gegeben. Am Beginn der Trabekel weist eine kleine Verdickung auf die Anlage der hinteren Wurzel des kleinen Keilbeinflügels hin. In manchen Stellen finden sich Löcher, Spalten und tiefe Buchten für Nerven und Gefässkanäle.

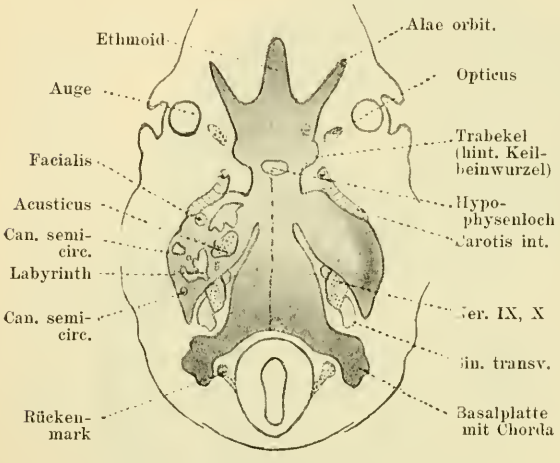


Fig. 146.
Knorpelige Schädelbasis. Menschliche Embryonen zwischen 17—23 mm Nackenlänge. Teilweise nach v. Noorden.

Um das Ende der achten Woche herum ist das Chondrocranium noch unvollständig. Die Labyrinthkapseln sind noch zum grössten Teil von Bindegewebe hergestellt; nur median sind sie mit der Basalplatte verbunden. Grosse Nervenstämme ziehen an diesen Kapseln vorbei: Frontal liegt das Trigeminusganglion, ferner die Carotis interna noch ohne Knorpelhülle frei im Mesoderm. Dorsal liegt in der Spalte zwischen der Ohrkapsel und der Basalplatte der Glossopharyngeus, Vagus und die grosse embryonale Vene des Kopfes — Vena jugularis anterior. Die Paukenhöhle ist noch von Bindegewebe umschlossen; der äussere Gehörgang ist erst eine seichte Bucht in der Cutis, nur kleine Knorpelinseln deuten auf die Stelle, wo später der knorpelige Gehörgang auftreten wird. Der Nervus facialis durchsetzt zwar den Labyrinthknorpel (Fig. 146), aber ausserhalb desselben bleibt er noch lange ohne Knorpelhülle. Noch fehlt der Canalis facialis (Falloppii). Die Squama ossis temporalis ist noch nicht vorhanden, ebensowenig die Squama ossis occipitis. Noch fehlt der Knorpelschluss an dieser Nacken-Partie des Kopfes (Fig. 146). Die Basalplatte geht ohne Unterbrechung in die Anlage der ersten knorpeligen Wirbel über. Die Anlage des Sphenoid wird noch bei Embryonen der neunten Woche von dem Epithel der Rathkeschen Tasche durchsetzt. — Es besteht keine quere Gliederung im Bereich des Chondrocranium, die man als metamer bezeichnen könnte; alles ist wie aus einem Stück. An der Rachenfläche ist ein kleiner keilförmiger Ausläufer

bemerkbar, die knorpelige Crista sphenoidalis. Der Vidissche Kanal fehlt noch — das Auge ist noch von einer mesodermalen Kapsel umhüllt. Der Verlauf der Hirnnerven ist einfach: nur der Facialis zieht bei dem achtwöchentlichen Embryo durch den Knorpel der Labyrinthkapsel mit dem Acusticus; die übrigen Hirnnerven gehen durch weite Spalten zwischen den basalen Knorpeln hindurch. Nach der Ossifikation aber findet man sie in Kanälen, welche zwischen zwei oder drei Ossifikationspunkten entstanden sind. Schon Serres (1819) hat die Aufmerksamkeit darauf gelenkt.

Bei dem menschlichen Embryo von 30 mm Scheitelsteisslänge hat das Chondrocranium in der hinteren Schädelpartie die Seitenwände ausgebildet, aber in der Gegend der Squama occipitis besteht der Verschluss noch aus Mesoderm in Form einer Membrana spino-occipitalis[1]). Das Sphenoid nimmt jetzt eine hervorragende Stelle ein, es erscheint wie das Centrum des Chondrocranium, mit seinen Alae magnae, d. i. mit einer (auf jeder Seite) aufwärts gerichteten Knorpelspange, welche noch die Stelle der späteren grossen Keilbeinflügels vertritt.

Von dem Sphenoid erstrecken sich nach vorn isolierte Knorpelstäbe: die Alae parvae, die vom vorderen Teil des Sphenoid mit zwei Wurzeln entspringen. Das Loch zwischen den Wurzeln dient zum Durchtritt des Sehnerven. Die Gestalt dieser Alae parvae ist jetzt noch sichelförmig. An das Sphenoid schliessen sich mehrere Knorpelspangen an, aus denen das Ethmoid hervorgeht. Zwischen dem knorpeligen Sphenoid und dem Ethmoid besteht keine Grenze. Das Ethmoid stellt gleichzeitig die Crista galli her, seine Form zeigt von oben noch grosse Übereinstimmung mit demjenigen in Fig. 146. Nach unten setzt es sich in vertikaler Richtung in die Nasenscheidewand fort. Auch sind Seitenteile des Nasenknorpels entwickelt. Die Nasenmuscheln sind angelegt, zeigen aber noch geringe Entwickelung.

Parietalplatten.

Die Labyrinthkapseln setzen sich einerseits an das Sphenoid und anderseits lateral, in vertikal gestellte, gewölbte Platten, die Parietalplatten, fort. Die Labyrinthkapseln sind gross geworden und mit Leichtigkeit lässt sich die knorpelige Schnecke (medial), die Knorpelmasse für die Bogen (lateral), ferner der Porus acusticus internus und etwas höher eine Spalte für den Austritt des Aquaeductus vestibuli erkennen. In der Nähe befindet sich der Sinus transversus. — Das Occiput zeigt eine Vergrösserung der schon obenerwähnten Partien, des Basale und der Exoccipitalia.

Das Basale entspricht mit Ausnahme seiner Neigung den definitiven Verhältnissen. Die Exoccipitalia (die spätere Partes condyloideae) werden jetzt vom Canalis pro nervo hypoglosso durchsetzt und zeigen schon die knorpeligen Processus jugulares. Von ihnen aus entwickeln sich die Anlagen des Planum nuchale. Sie sind sehr unbedeutend, nicht zum Ring geschlossen, und noch existiert die Membrana spino-occipitalis.

Der Meckelsche Knorpel ist bei 30 mm langen Embryonen entwickelt. Er verläuft als ein frei in das Mesoderm hineinragender Knorpelstab nach unten; der Anfang liegt seitlich an der Labyrinth-

[1]) Nach der Bezeichnung der menschlichen Anatomie.

kapsel. Er ist verdickt: aus ihm entstehen Hammer und Ambos. Das ventrale Endstück ist verbreitert zu je einer knorpeligen Scheibe. Mit den so verbreiterten Enden legen sich die Meckelschen Knorpel aneinander, getrennt durch eine dünne Schichte von Bindegewebe. Sie sind als Knorpel des ersten Kiemenbogens, von den Fischen an, durch das ganze Wirbeltierreich während der Entwickelung nachzuweisen. Sie sind die Vorläufer des Unterkiefers, das sich als Belegknochen auf ihnen ablagert. Die Meckelschen Knorpel ragen, wie alle oben erwähnten Teile der Schädelkapsel, in das Mesoderm des häutigen Urschädels hinein. Sie gleichen einem Sparrenwerk, das sich nach und nach in folgender Weise durch Auswachsen des schon angelegten Teile vervollständigt: das Planum nuchale des Occiput die Pars mastoidea des Felsenbeins, die Nasenkapsel mit den Nasenmuscheln, die Alae magnae und parvae vergrössern sich, es entstehen auf dieselbe Weise die äussere Lamelle der Processus pterygoidei und die Gehörknöchelchen. Alle diese Teile erhalten dann durch Ossifikation ihre endliche Form. Die Parietalplatten, welche von den Labyrinthkapseln ausgehen, sollen in ihren oberen Teilen in der Medianebene dorsalwärts zusammentreffen, um jedoch bald wieder reduziert zu werden. Vielleicht sind diese vergänglichen Gebilde ebenso, wie bestimmte Teile der Nasenkapsel, die später ebenfalls zur Reduktion bestimmt sind, ein atavistischer Hinweis auf das ausgedehnte Chondrocranium der Säuger.

Bei dem menschlichen Embryo von 30 mm verharren noch ansehnliche Teile auf der Stufe des häutigen Primordialschädels, während sich das Chondrocranium in seinen einzelnen Abschnitten ausgestaltet. Gleichzeitig beginnt aber doch die Ossifikation des häutigen Urschädels bei dieser Länge der Embryonen, und damit die dritte Stufe der Schädelentwickelung.

c) Die Verknöcherung. Das Chondrocranium geht in Knochen über in derselben Weise, wie die knorpelich vorgebildeten Teile des Skelettes. Damit beginnt die Herstellung des Kopfskelettes aus Knochen. Nur einzelne Teile persistieren, wie z. B. die knorpelige Nasenscheidewand.

Ossifikation des Chondrocranium: Es treten viele Ossifikationspunkte in den einzelnen Abschnitten auf, wodurch eine bedeutende Gliederung entsteht. An der Schädelbasis wandelt sich der chordale Abschnitt in das hintere Keilbein und in das Hinterhauptsbein um (Fig. 147), mit zahlreichen Ossifikationspunkten.

Postsphenoid. Das hintere Keilbein (Postsphenoid) entwickelt im dritten Monat zwei symmetrische Knochenkerne in der Gegend des Türkensattels, welche bald zu einem Kern verschmelzen; ferner zwei Knochenkerne in der Nähe des Sulcus caroticus und der Lingula; zwei Knochenkerne in der Ala magna, welche auch die knöcherne Lamina externa processus pterygoidei liefern. In der zweiten Hälfte des Fötallebens verbinden sich der Körper des Postsphenoids mit den Seitenteilen.

Der Praesphenoid, das vordere Keilbein (Fig. 147), entsteht vor der Sella turcica aus zwei Knochenkernen im Körper und zwei in den Alae parvae. Diese vier Kerne vereinigen sich bei dem sechsmonatlichen Fötus miteinander. Praesphenoid und Postsphenoid verschmelzen zwar schon vor der Geburt miteinander, aber der intersphenoidale Knorpel ist um diese Zeit noch keineswegs verschwunden, vielmehr an der untern Seite noch in erheblichem Grad erhalten und mit dem knorpeligen Rostrum sphenoidale in Verbindung. Dieser Teil der Synchondrose vergeht langsam. Noch im 13. Jahre sind Reste mitten im Knochen zu finden (R. Virchow). Sind Postsphenoid und Praesphenoid miteinander wie bei der Geburt verwachsen, dann spricht man nur noch von einem einheitlichen Os sphenoidale. Am Rostrum werden drei Knochenkerne beschrieben.

Das Occiput verknöchert im Anfang des dritten Monats und zwar mit einem Knochenpunkt in der Pars basilaris, je einem in den Partes condyloideae und zwei in dem Planum nuchale der Squama. Der obere Teil der Schuppe, das sog. Interparietale, entsteht als Belegknochen. Diese fünf

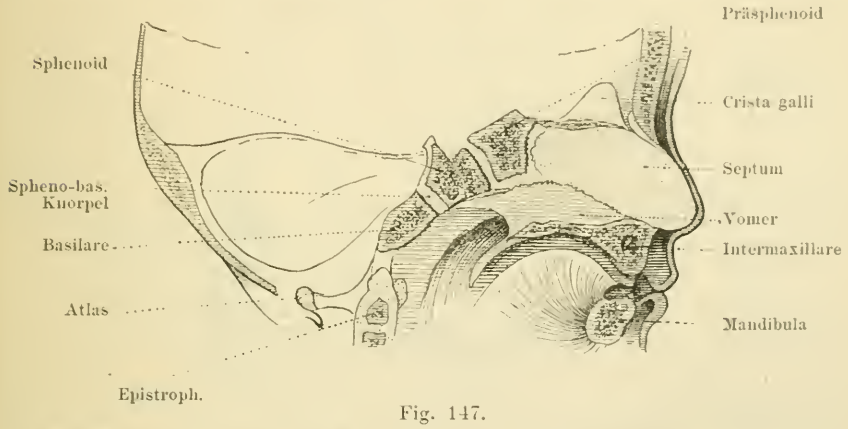


Fig. 147.

Medianschnitt durch den Schädel eines neugeborenen Kindes. Nach R. Virchow.

Ossifikationspunkte verhalten sich verschieden. Jene des Planum nuchale verbinden sich bald zu einem einzigen. Die drei übrigen nähern sich zwar, sind aber bei Neugeborenen noch nicht vereinigt. Im ersten und zweiten Jahr verwachsen die Gelenkteile mit dem Planum nuchale, später mit dem Basale. Im 5.—6. Jahre sind alle Teile zu einem Knochen verschmolzen. Die Verbindung des Basilare mit dem Sphenoid vollzieht sich erst mit der Vollendung des Wachstums. Bei manchen Individuen erhält sie sich zeitlebens, in der Regel vergeht sie vom 13. Jahre an von innen nach aussen. Bei der Geburt ist noch der grösste Teil der Sattellehne knorpelig (Fig. 147) und der Knorpel zieht sich sogar auch noch über den Clivus bis zur Synchondrosis spheno-occipitalis hin.

Die Entstehung des im Erwachsenen einfachen Temporale wird eingeleitet durch die Ossifikation der Labyrinthkapsel. Um die Zeit der Geburt ist es aus drei Stücken zusammengesetzt, dem Petromastoideum, dem Squamosum (Squama) und dem Tympanicum, aus dem nach und nach der knöcherne Gehörgang wird (Fig. 148). Es ist

Processus styloideus.

anfänglich ein schmaler knöcherner Ring, welcher zur Einrahmung des Trommelfelles dient. Der Processus styloideus, ein Teil des zweiten Kiemenbogens, steht an der Grenze des Tympanicum und Petro-mastoideum und bleibt noch einige Zeit knorpelig. Er kann noch eine Strecke weit ins Innere der Trommelhöhle verfolgt werden. Seine wechselnde Länge geht mit der grösseren oder geringeren Rückbildung jenes zweiten Kiemenbogens Hand in Hand. Abwärts setzt er sich in das Ligamentum stylohyoideum fort, welches aus einer rückgebildeten Strecke jenes Bogens entsteht. — Die Schuppe des Felsenbeins (Squamosum) (Fig. 148) ist, wie das Tympanicum, ein Belegknochen. Bei niederen Wirbeltieren, aber auch bei Säugern bleiben die angeführten Stücke getrennt. Sie werden in der vergleichenden Anatomie mit den oben angeführten Bezeichnungen unterschieden.

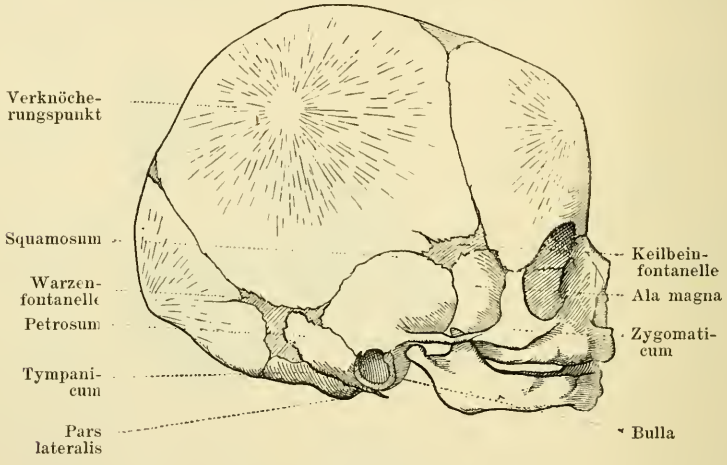


Fig. 148.
Schädel eines Neugeborenen.

Die Verknöcherung der Labyrinthkapsel beginnt am Ende des fünften Fötalmonats mit einem kleinen Ossifikationspunkt in dem Promontorium (an der ersten Schneckenwindung), der bald die Fenestra cochleae grösstenteils umwächst, den untern Teil der Fenestra vestibuli und die innere Portion des Porus acusticus internus und endlich die ganze Schnecke einschliesst. Später vollendet sich die untere Fläche des Cavum tympani (Paries jugularis) und der Carotische Kanal aus diesem Knochenkern, dessen ganze Masse Opisthoticum heisst. Ein zweiter Ossifikationspunkt, Prooticum, entsteht direkt dorsal vom Porus acusticus internus. Er liefert den Boden des Vestibulum, den Rand der Fenestra vestibuli, die Decke des Canalis semicircularis superior, bedeckt den Canalis facialis und vollendet den Porus acusticus internus. Die Ausgangsöffnung des Nervus facialis findet sich also an der Vereinigungsstelle des Prooticum und des Opisthoticum. Ein anderer Ossifikationspunkt liefert das Pteroticum. Es beginnt als Knochenpunkt an dem Knorpel des Canalis semicircularis lateralis aufzutreten, stellt das Tegmen tympani her und verbindet sich mit dem Opisthoticum.

Beim Fötus von 6½ Monaten ist es meist noch isolierbar. Ein Verknöcherungspunkt taucht ferner im knorpeligen Canalis semicircularis posterior auf; er schreitet fort zu der Ossifikation des Processus mastoideus. Dieser Punkt wird Epioticum genannt. Zu diesen vier primären Knochenteilen der Labyrinthkapsel kommen die Belegknochen, um das Labyrinth in das Schläfenbein zu versenken. Das Tympanicum bleibt bis in die Mitte des achten Monats des intrauterinen Lebens isolierbar. Um die Zeit der Geburt findet eine Verwachsung mit dem untern Rand des Squamosum statt und mit dem Boden der Trommelhöhle. An der Nasenkapsel verknöchert zuerst die Lamina papyracea, dann um die Geburt die verschiedenen Lamellen der beiden Labyrinthe und die unteren Muscheln. Im ersten Jahre beginnt dann die Ossifikation in der Crista galli und der Lamina perpendicularis.

Litteratur über das Chondrocranium: Spöndli, Über die Promordialschädel der Säugetiere und des Menschen. Zürich 1846. — Virchow, R., Entwickelung des Schädelgrundes. Berlin 1857. 4°. Mit Tafeln. — Huxley, Anatomie der Wirbeltiere. Übersetzt von Ratzel. Breslau 1873. — Sutton, J. B., Journ. of Anat. Vol. 17. 1883. — Noorden, W. v., Arch. f. Anat. 1887. — Jacoby, M., Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 44. 1894.

1. Belegknochen des Kopfskeletts. Fontanellen und Schaltknochen.

Zu den Knochen, welche direkt, durch Verknöcherung des Bindegewebes entstehen, gehören: der obere Teil der Squama des Occiput, welche als Interparietale bezeichnet wird (Fig. 143), die Scheitel-, Stirn- und Nasenbeine, das Tympanicum, aus welchem der äussere Gehörgang entsteht, die Squama ossis temporalis, das Wangenbein, die Thränenbeine, der Vomer, die innere Lamelle der Processus pterygoidei, die Oberkiefer, der Unterkiefer und die Intermaxillaria.

Die Belegknochen wachsen in Form von peripherisch ausstrahlender Knochenbälkchen. Zwischen den bereits gebildeten schiessen neue an und so dehnt sich der Knochen in die Breite und in die Dicke aus. An dem Wachstumsrand stösst er direkt an das noch nicht verknöcherte Mesoderm. Die Belegknochen des Schädeldaches wachsen von einem Ossifikationspunkt aus (Fig. 148) und bei der gewölbten Form des Scheitels und der Seiten entsteht nicht sofort überall ein gleichmässig knöcherner Verschluss an allen Orten. Die Ecken und Winkel entstehen zuletzt und es giebt eine Periode im Bildungsgange des Schädels, wo zwischen den sich berührenden Kreisscheiben der Schädelknochen unverknöcherte, durch Mesoderm verschlossene Stellen übrig bleiben, welche Fontanellen, Fonticuli genannt werden. Es liegt deren je eine an jedem Winkel des Seitenwandbeines, und wir zählen somit eine Stirn-, Hinterhaupt-, Keilbein- und Warzenfontanelle, Fonticulus frontalis, occipitalis, sphenoidalis, mastoideus. Die zwei ersteren sind unpaar, die letzteren paarig.

Die Stirnfontanelle (Fig. 143) ist die grösste und rhombisch viereckig. Sie erhält sich bis in das zweite Lebensjahr. An grossen Köpfen kann sie Jahre zu ihrer gänzlichen Verknöcherung brauchen. Von ihren vier Winkeln ist der vordere lang und spitzig, der hintere aber stumpf. Bei

Föten aus dem fünften Monate reicht er noch bis zur Nasenwurzel hinab. Die Hinterhauptfontanelle ist um die Zeit der Geburt schon durch die Spitze der Hinterhauptschuppe fast vollständig ausgefüllt. Bei dem Embryo ist sie dreieckig und viel kleiner als die Stirnfontanelle. Die Keilbeinfontanelle am Angulus sphenoidalis des Scheitelbeins und die Warzenfontanelle werden auch als vordere und hintere Seitenfontanelle beschrieben. Sie können schon im Fötalleben verstreichen.

Die Ränder der Hirnschalenknochen werden also durch Mesoderm zusammengehalten. Die Schädelknochen wachsen, was ihre Zunahme an Breite betrifft, vorzugsweise an ihren Rändern, während die Zunahme in die Dicke durch Ansatz neuer Knochenmasse an die Flächen der bereits fertigen Knochen erfolgt. Diese Nähte sind für das Wachstum des Schädels eine unerlässliche Bedingung. Ihre Wichtigkeit in letzterer Beziehung wurde zuerst von Gibson erkannt und von Sömmering näher beleuchtet. Es wird durch die mesodermalen Säume dem kindlichen Schädel möglich, dem durch das Wachstum des Gehirns entstehenden Druck nachzugeben und sich durch Anschluss neuer Knochenmasse am Rande zu vergrössern. Frühzeitige Verschmelzung der Nähte bedingt Mikrocephalie als Gefährtin des Blödsinns. Durch Mesoderm getrennte Knochen können miteinander verwachsen oder als isolierte Partikel bestehen bleiben. Im ersten Fall entsteht aus dem doppelten Stirnbein des Neugeborenen ein einheitliches Os frontale, im letzteren Fall bleiben die Frontalia getrennt. Das Mesoderm am Wachstumsrand der Belegknochen kann auch isolierte Knochenpartikel kleineren Umfangs bilden. Diese erhalten sich oft selbständig zwischen den Zacken der Nähte; häufig in der Occipitalnaht. Es sind dies die Nahtknochen. Oft besteht eine Symmetrie derselben. Die durch ein weiches Bindegewebe zusammengehaltenen Nahtränder der Schädelknochen eines reifen Kindes erlauben durch ihre Übereinanderschiebung eine Verkleinerung des Kopfvolumens während der Geburt.

Mikrocephalie.

Nahtknochen.

Die Squama occipitalis des Hinterhauptknochens entsteht normal aus zwei Ossifikationspunkten, sodass sie wie andere Belegknochen ursprünglich paarig ist. Zwischen ihr und dem Planum nuchale findet sich noch bei dem Neugeborenen eine vom Rande des Knochens eindringende Spalte. Ist die Verwachsung nicht erfolgt, so kommt es an dieser Stelle zur Bildung einer Naht. Die Squama occipitalis ist dann isoliert und heisst auch Os Incae, Inkaknochen. Sie kann auch in drei Teile, durch Nähte verbundene Massen zerfallen, die man als Os Incae laterale dextrum, sinistrum und medium bezeichnet. Auch die Spitze, das Interparietale, kann isoliert bleiben. Man hat aus diesen Erscheinungen geschlossen, dass bisweilen mehr Ossifikationspunkte als nur zwei auftauchen können.

Os Incae.

Die Parietalia verknöchern von je einem Ossifikationspunkt aus, der als ein deutlicher Höcker, das spätere Tuber parietale, schon sehr früh bemerkbar ist (Fig. 148).

Das Frontale ist ein ursprünglich paariger Knochen. Bis gegen das Ende des zweiten Lebensjahres ist die median verlaufende Stirnnaht (Fig. 143) erhalten. Die Knochenpunkte, von denen aus die Verknöcherung beginnt, machen sich spät noch als Tubera frontalia bemerkbar (Fig. 143). Sie schreiten in strahliger Richtung fort. Die beiden Stirnbeine zeigen die Spur ihrer Selbständigkeit in der längeren Dauer des unteren Teiles der Stirnnaht, die nicht allzu selten auch vollständig persistiert. Das Bestehen einer Stirnnaht kann jedoch nicht als niederer Zustand gelten, insofern die Konkrescenz der Frontalia auch den Affen und noch manchen anderen Abteilungen zukommt.

Ausser den beiden Hauptossifikationspunkten und unwichtigen in der Pars nasalis, kommt noch eine selbständige Verknöcherung des hinteren unteren Winkels vor an der Verbindung mit der Ala temporalis des Sphenoid. Diese Stelle zeigt noch beim Neugeborenen Spuren der Trennung. Dass der Schaltknochen einem Postfrontale niederer Wirbeltiere entspricht, ist unwahrscheinlich. (Gegenbaur, Lehrbuch, 6. Aufl. 1895.)

Die Nasenbeine sind Belegknochen der knorpeligen Nasenkapsel; sie entstehen im bedeckenden Bindegewebe; die Knorpellage ist noch längere Zeit als feine Lamelle nachweisbar. Sie hängt mit dem Siebbein und der knorpeligen Nasenscheidewand zusammen, ebenso mit der Cartilago triangularis der knöchernen Nase.

Der Vomer findet sich als paariger Belegknochen schon bei dem 30 mm langen Embryo, freilich dort noch unbedeutend. Er bedeckt die vom Keilbein nach vorn verlaufende Knorpellamelle. Sie schwindet später hier.

Die Squama ossis temporalis ist ein Belegknochen, der sich auf die äussere Fläche der obenerwähnten Partes laterales des Primordialcranium ablagert. Bisweilen geht vom vorderen Rand der Schuppe ein Fortsatz bis zum Frontale und schliesst dadurch die Ala magna von ihrer Verbindung mit dem vorderen untern Winkel des Parietale ab. Dieser Processus frontalis ist in mehreren Ordnungen der Säugetiere verbreitet (Nager, Einhufer), auch bei den Affen, von denen jedoch nicht alle Anthropoiden ihn regelmässig besitzen. Processus frontalis.

Der mediale Flügel der Processus pterygoidei entsteht als Belegknochen, während nebenan der laterale Flügel als Teil des Primordialcranium durch Vermittelung des Knorpels in Knochen übergeht. In früher Fötalperiode findet sich an der Wurzel des Jochfortsatzes eine Durchbrechung, Canalis temporalis (Foramen jugulare spurium), an welchem die Vena jugularis externa beginnt.

Das Wangenbein verknöchert mit drei Ossifikationspunkten, nach andern nur mit zwei (Macalister und Thane). Die Oberkiefer sind bei dem 30 mm langen Embryo schon durch Ossifikation des Bindegewebes angelegt (Jacoby); die erste Knochenlamelle, welche den grössten Teil des Knochens hervorgehen lässt, legt sich später an die laterale Fläche der Nasenkapsel. Diese Nachbarschaft verursachte viele Diskussionen, denn man glaubte, der Oberkiefer entstehe durch Vermittelung des Knorpels der Nasenkapsel, allein der Knorpel wird nur überlagert. Von dem minimalen Anfang aus bildet sich, gegen die Zahnanlagen wachsend, der Alveolarteil des Oberkiefers und der medianwärts vorrückende Gaumenfortsatz, Processus palatinus (Fig. 149). Ein Sinus maxillaris fehlt anfangs. Seine Anlage beginnt erst bei Föten von 8 cm Länge, indem die laterale Wand der Nasenkapsel zwischen mittlerer und unterer Muschel sich ausbuchtet. Der Sinus ist also zuerst von einer Knorpelschichte umwandet, die später schwindet. Erst mit dem zweiten Jahr gestaltet er sich umfänglicher. Eine Oberkieferhöhle, die dem gleichnamigen Gebilde bei Säugetieren zu homologisieren wäre, fehlt den Amphibien. Die Oberkieferhöhle der Urodelen, Anuren und Gymnophionen darf nicht in Parallele gestellt werden mit dem Sinus maxillaris der Säugetiere, ist auch kein Vorläufer derselben.

Der Zwischenkiefer, Intermaxillare, ist für die Embryologie ein zusammengesetztes embryonales Organ, das aus dem Stirnfortsatz hervorgeht. Dieser Fortsatz gehört ebenfalls in seinem Mesoderm dem häutigen Primordialschädel an, aber dieses Mesoderm liefert nicht

bloss Belegknochen, aus denen der Zwischenkiefer hervorgeht (Fig. 149), sondern auch bestimmte Lippenabschnitte, die Zwischenkieferlippen (Fig. 149) und endlich von dem Epithel ausgehend die Anlage für die vier oberen Schneidezähne, die sich jedoch zuweilen bis auf die Sechszahl vermehren. Bei Embryonen von acht Wochen sind die Intermaxillaria von der Oberkieferanlage durch einen kleinen Einschnitt noch getrennt; die Verwachsung ist zwar schon zum grössten Teil vollzogen, allein die Stelle der Vereinigung mit dem Processus alveolaris noch erkennbar, ebenso wie an den Lippen. Die Oberkieferlippe, ist von der Zwischenkieferlippe noch unterscheidbar (Fig. 149).

Zwischenkieferlippen.

An der Zwischenkieferlippe, wie an dem Zwischenkiefer selbst, ist ferner die Anlage in zwei symmetrischen Hälften ausgeprägt, es existiert deshalb eine rechte und linke Zwischenkieferlippe und ein rechter und linker Zwischenkiefer (Fig. 149). Diese Einzelnheiten ergeben sich bei äusserer Betrachtung. Im Innern ist die Anlage der Zwischenkiefer selbständig. Sie verschmelzen jedoch bald mit dem Oberkiefer. Bei Embryonen von zehn Wochen sind dieselben noch fast ganz von den Oberkiefern getrennt mit Ausnahme einer kleinen Verbindung an der Gesichtsfläche. In der elften und zwölften Woche ist die Verbindung noch inniger, dagegen ist am Gaumenteil immer noch eine Spalte vorhanden, welche sich oft auch noch bei Erwachsenen vorfindet, Sutura incisiva.

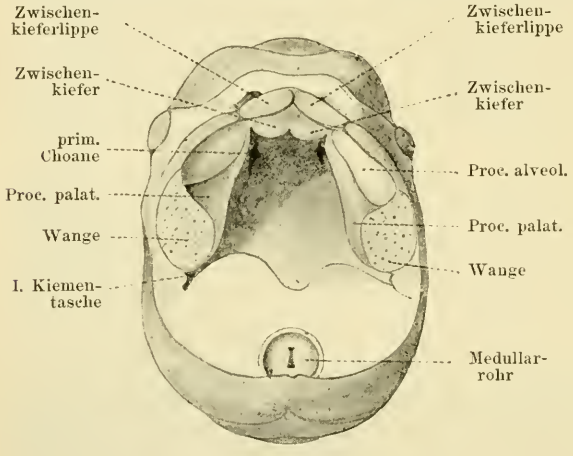


Fig. 149.
Die Mundrachenhöhle mit der Anlage des Zwischenkiefers von unten gesehen. Menschlicher Embryo von 8 Wochen. 6 mal vergr.

Sutura interincisiva.

Eine zweite Spalte, die wie die vorige ebenfalls von dem Canalis incisivus ausgeht, die Sutura interincisiva, und an den lateralen Rand der ersten Alveole hinzieht, ist schon oft als Zeichen gedeutet worden, dass das Intermaxillare aus zwei Stücken bestehe. Nachdem der Zwischenkiefer zwei Schneidezähne trägt, wäre also für jeden der oberen Schneidezähne ein besonderes, für die Alveole bestimmtes Knochenstück, es wären also dann vier Intermaxillaria anzunehmen. Eine solche Beobachtung ist mitgeteilt (Gilis). Wenn es sichergestellt werden kann, dass der Zwischenkiefer jeder Seite wieder aus je zwei Knochenkernen entsteht (Albrecht, H. v. Meyer), so ist das Auftreten einer Spalte zwischen den beiden Knochenkernen, die intraincisive Spalte, als Hemmungsbildung erklärbar. Das Intermaxillare bleibt bei den meisten Wirbel-

tieren ein selbständiger Knochen, der jedoch auch bei den Affen mit dem Maxillare, wenn auch bei den meisten viel später als beim Menschen, verschmilzt. Bei Fischen, Reptilien und selbst vielen Säugetieren liegt es vor dem Maxillare. Es wird dort deshalb „Praemaxillare" genannt. Über diesen kleinen Knochen existiert eine grosse Litteratur[1]). Galen kannte ihn offenbar schon von den Affen her. Das Vorkommen bei dem Menschen wurde oft geleugnet. Um diesen Irrtum zu beseitigen, hat auch Goethe eine Abhandlung geschrieben. Die Beziehungen des Intermaxillare zur Hasenscharte mit ihren verschiedenen Formen der Lippenspalten haben die pathologischen Anatomen, die Morphologen und die Embryologen bis in unsere Tage herein beschäftigt, ohne dass ein endgültiger Abschluss erreicht worden wäre.

Der Unterkiefer ist in seiner Anlage schon bei Embryonen von 30 mm Nackenlänge zu erkennen. Die ventrale Verbindungsstelle der beiden Meckelschen Knorpel ist mit Knochenlamellen umgeben, die nicht aus dem Knorpel, sondern aus dem Mesoderm entstehen und sich nach oben hin, dem Knorpel folgend, fortsetzen. Sie bilden zur Seite zwei Knochenlamellen, welche dorsal zusammenstossen. Zwischen den Lamellen verläuft der N. alveolaris. Nach oben wird der Knochen dünner, um in der Nähe der Gehörknöchelchen wieder dicker zu werden. Es giebt wenig Stellen, an denen sich die vom Primordialknorpel unabhängige Entstehung des Belegknochens so deutlich beobachten lässt. Doch wird die Entstehung des Unterkiefers kompliziert durch das Auftreten von hyalinem Knorpel, der unabhängig vom Meckelschen Knorpel sekundär entstanden ist. Dies geschieht im Bereich des mittleren Schneidezahnes vom oberen äusseren Alveolarrande bis in die Gegend des Eckzahnes hin und am Processus condyloideus und coronoideus. Bei Föten von 15—18 cm sollen nur noch Spuren vorhanden sein. Diese accessorischen Knorpelkerne haben nur eine provisorische Bedeutung. Sie werden durch das neu sich bildende Knochengewebe zur Atrophie gebracht; ebenso wie der Meckelsche Knorpel. Ob in der provisorischen Bedeutung für die Verknöcherung hinaus nicht doch eine phylogenetische Bedeutung diesen Knorpelresten zukommt, bedarf noch der Untersuchung[2]).

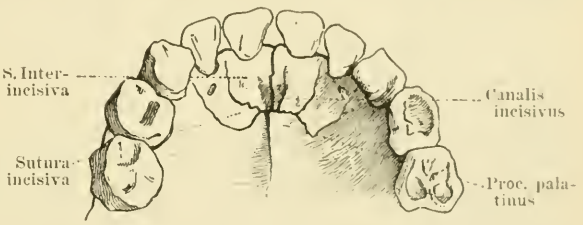


Fig. 150.

Zwischenkiefer eines 4jährigen Kindes von unten gesehen.

2. Entwickelung der Knochenkanäle für Gefässe und Nerven an der Basis des Schädels.

In dem Schädel des Erwachsenen herrscht eine grosse Komplikation der Nerven- und Gefässkanäle, bedingt durch die Verschiebungen

[1]) Goethe, Über die Zwischenknochen. 1819. Leuckart, S., Über die Zwischenkieferbeine des Menschen. Heidelberg 1840. Kölliker, Th., Nova Acta Ac. Leop. Car. Vol. 43. Albrecht, P., Langenbecks Arch. Bd. 31. Biondi, Virchows Arch. Bd 111. 1888. Turner, W., Journ. of Anat. and Phys. Vol. 19. Broca, A., Le Bec-de-Lièvre complexe. Paris 1887. Gilis, P., Bull. Soc. Anat. de Paris 1888. Windle, C. A., Birmingham Med. Review. 1889. — [2]) Toldt, Zeitschr. f. Heilk. Bd. 5. 1884. Stieda, Arch. f. mikroskop. Anat. 11. Bd. 1875. Schaffer, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 32. 1888.

des Gehörorganes, des visceralen Skelettes und durch die zahlreichen Ossifikationspunkte, welche in jedem Knochen auftauchen. Dieselben Verhältnisse sind an dem Chondrocranium von überraschender Einfachheit: die Nerven ziehen durch Spalten oder Öffnungen gerade hindurch. Mancherlei wertvolle Aufklärung bietet, bezüglich des veränderten Verlaufes, die Entwickelung der Öffnungen und Kanäle. Sie entstehen an der Verbindungsstelle unabhängiger Verknöcherungspunkte oder zwischen sich begegnenden Knochen. Bezüglich der Foramina an der Schädelbasis sei folgendes erwähnt:

Das Foramen opticum befindet sich an der Verwachsungsstelle des Praesphenoid mit den Alae parvae. — Die Fissura orbitalis superior entsteht durch die Verwachsung der Alae magnae, parvae und des Praesphenoid. Das Foramen ovale ist zuerst und noch zur Zeit der Geburt nur ein Einschnitt an dem hinteren Rand der Ala magna und wird durch das Pteroticum der Labyrinthkapsel schliesslich zum Foramen geschlossen. — Der Meatus auditorius internus befindet sich an der Verwachsungsstelle des Knochenkerns vom Prooticum und Opisthoticum. — Die Fissura petro-tympanica (Glaser) ist an der Trennungslinie zwischen Squamosum und Tympanicum. — Das Foramen jugulare entsteht durch die Nachbarschaft dreier differenter Ossifikationscentren, nämlich des Basale, des Exoccipitale des Occiput und der medialen Wand der Labyrinthkapsel. — Das Foramen condyloideum anterius ist ursprünglich eine Rinne in dem Exoccipitale, wird aber zu einem Kanal vervollständigt durch die Nachbarschaft des Basale. — Das Foramen occipitale magnum wird von vier verschiedenen Knochenkernen hergestellt, dem Basale, den beiden Exoccipitalia und der Squama.

Die folgenden Öffnungen und Kanäle verlaufen durch Teile des früheren Chondrocranium und durch Deckknochen, welche dem knorpeligen Urschädel aufgelagert wurden: das Foramen ethmoidale anterius für den Durchtritt des N. ethmoidalis, liegt zwischen zwei aneinanderstossenden Belegknochen, dem Frontale und der Lamina papyracea. Der weitere Verlauf des Nerven auf die Siebbeinplatte und durch ein vorderes Siebloch in die Nasenhöhle ist nur bedingt durch die Belegknochen, denn sein Endast, Nasalis externus, der vor allem in Betracht kommt, verläuft beim Embryo gleich von Anfang an auf der knorpeligen Nasenkapsel, hat also zum Innern der Nase gar keine Beziehung. Diese gewinnt er erst nach Schwund der knorpeligen Unterlage, auf welcher die Nasalia entstanden sind; soweit er längs des Nasale verläuft, befindet er sich deshalb innerhalb der Beinhaut. — Die Kanäle und Öffnungen in dem Wangenbein für den Nervus subcutaneus malae liegen in der Vereinigung der zwei, nach andern, der drei Ossifikationspunkte dieses Belegknochens. Der Canalis infraorbitalis verläuft an der Grenze, wo Wangenbein und Oberkiefer sich medial begegnen, während die Canales palatini descendentes den Raum zwischen den Laminae pterygoideae des Sphenoid, dem Gaumenbein und dem Oberkiefer einnehmen. — Der Canalis Vidianus und der Canalis alveolaris inferior sind anfangs offene Rinnen an dem Chondrocranium, die Nerven werden aber schliesslich durch die zahlreichen Verknöcherungspunkte von ihrem einfachen Weg abgelenkt und in Kanäle verlegt. — Der Canalis facialis (Falloppia) wird durch drei Abschnitte von differenter Herkunft zusammengesetzt. Der erste, bis zum späteren Hiatus sich erstreckende Abschnitt ist der einzige Kanal, der im knorpeligen Primordialcranium existiert. Der Nervus facialis gehört

zum Hörnerv, tritt mit ihm in den Porus acusticus internus, verlässt aber den für ihn bestimmten ersten Abschnitt nach kurzem Verlauf, dessen Mündung an dem Hiatus des Canalis facialis liegt. Hier besitzt der Nerv sein Ganglion, hier findet sich die erste Abzweigung (N. petrosus superficialis major). Der ganze übrige Verlauf ist vom embryologischen Standpunkt aus extrakraniell. Die zweite Strecke des Verlaufes ist an der Aussenfläche des embryonalen Felsenbeins in einer flachen Rinne der knorpeligen Labyrinthkapsel; die Chorda tympani zieht von dort aus zwischen dem Ende des Meckel'schen Knorpels und dem knorpeligen Ligamentum stylo-hyoideum frei durch das Bindegewebe. Erst in der letzten Fötalperiode kommt es zu einem knöchernen Abschluss der Rinne. So entsteht die zweite Strecke des Canalis facialis in sekundärer Weise. Mit der Ausbildung dieser Strecke entsteht auch die Eminentia pyramidalis. Die dritte Strecke liegt im Canalis stylomastoideus. Er entsteht durch den Kontakt dreier Verknöcherungspunkte, nämlich des Epioticum, des Annulus tympanicus und des Processus styloideus. — So gelangen oberflächlich gelagerte Kanäle und ihre Nervenbahnen in das Innere des Schläfenbeins. Die nämlichen einfachen Zustände bedingen den sonst so überraschenden Verlauf des N. tympanicus vom Glossopharyngeus und des Ramus auricularis vom N. vagus. Auf der knorpeligen Labyrinthkapsel verläuft der Tympanicus in der denkbar einfachsten Weise. Wenn jedoch der Paukenring auftaucht, und die Einbettung in den ossifizierenden Knochen erfolgt, beginnt die Schwierigkeit des Verlaufes.

Die Ossifikation des Chondrocranium und die damit sich verbindenden Belegknochen schliessen auch die Carotis interna in das Felsenbein ein. Bei Embryonen von 23 mm Nackenlänge geht sie noch gerade durch Bindegewebe in die Schädelhöhle zwischen den Trabekeln und der Labyrinthkapsel hindurch. Bei Embryonen von 30 mm Nackenlänge durchsetzt sie, noch immer in gestrecktem Verlauf, das Primordialcranium, freilich geht sie jetzt durch eine längliche Öffnung hindurch zwischen der Sella turcica und der knorpeligen Wurzel der Ala magna an dem Türkensattel. Durch die noch ungenügend aufgeklärten Wachstumsverschiebungen und die Belegknochen wird sie später in das Felsenbein versenkt und erhält einen gekrümmten Verlauf. Die überraschende Thatsache, dass die Arterien der Dura mater von der Carotis externa und der Vertebralis herrühren, zwar innerhalb des Schädels, jedoch auf der äusseren Fläche der Dura verlaufen, wird nur verständlich durch die Versorgung des häutigen Primordialschädels (Fig. 145), der auch die Dura liefert, durch Zweige der Carotis externa und Vertebralis. Carotis interna.

Für die grosse Rolle, welche der mesodermale Urschädel für die Herstellung der Hirnhäute, vor allem auch der Dura besitzt, und für die Aufklärung über den Ort der Entstehung der Belegknochen in dem Derma des Kopfes, welche ebenfalls von dem Mesoderm des Urschädels abstammt, sprechen in sehr beredter Weise die Dermoidcysten in der Schädelhöhle. Sie werden zwischen dem Occipitale und der Dura gefunden. Ihre Lage lässt sich befriedigend durch Epidermiszellen erklären, die aus unbekannten Gründen dort, in das Mesoderm des Urschädels (Fig. 144) hineingelangen und eingeschlossen werden. Die Belegknochen entstehen erst mehrere Wochen nach dem Schluss des häutigen Urschädels in dem unterdessen durch Dickenwachstum vermehrten Mesoderm, an dessen innerer Fläche die Hirnhäute samt der Dura schon differenziert sind. Die Belegknochen kommen so auf einige aus den ersten Entwickelungstagen stammende Ektodermzellen zu liegen, deren Derivate demnach zwischen Dura und den Belegknochen sich befinden müssen. Die Ekto- Dermoide.

dermzellen können jedoch auch bis auf den Boden des vierten Ventrikels gelangen und dort ein Dermoid hervorrufen.

Gegenbaur, Morph. Jahrb. 2. Bd. 1876. — Sutton, J. B., Journ. of Anat. Vol. 22. 1887. — Kruse, Greifswalder med. Verein 1891.

3. Metamerie des Wirbeltierkopfes.

Zwischen Schädel und Wirbelsäule besteht in dem Aufbau manche Übereinstimmung. Die Urwirbel (Somite), welche in dem Rumpf die Gliederung bedingen helfen, treten mit ihren Derivaten, den Myotomen und Sklerotomen für die Vergleichung in den Vordergrund. Das ganze Wirbeltierreich und ein grosser Teil der Wirbellosen zeigen eine Zusammensetzung des Körpers aus Segmenten oder Metameren. Der Kopf der Wirbeltiere und des Menschen muss mit denselben Hülfsmitteln aufgebaut sein, so lautete stets die Voraussetzung. Goethe und Oken stellten die Lehre auf, dass der Schädel „nichts anderes als die ums Hirn fortgesetzte Wirbelsäule“ und demnach aus einer Anzahl knöcherner Wirbel zusammengesetzt sei. Diese Lehre erfuhr zwar manche Umbildungen, ist aber bis zu dem Ende der sechziger Jahre die herrschende geblieben. Sie hat in zahlreiche Lehrbücher Eingang gefunden, und die Gebildeten begrüssten die Entdeckung wie eine befriedigende Offenbarung.

Goethe nahm sechs Schädelwirbel an, drei für den Hinterschädel, drei für den Vorderschädel. Die drei des Hinterschädels sind, schreibt er (1807), anerkannt: das Hinterhauptsbein, das hintere Keilbein, das vordere Keilbein, die drei für den Vorderschädel, aber noch anzuerkennen: das Gaumenbein, die obere Kinnlade und der Zwischenknochen (Intermaxillare).

Die drei Wirbel des Hinterschädels sind fast allgemein als speziell für die Umhüllung des Gehirns angepasste Wirbel angesehen worden, am entschiedensten das Hinterhauptsbein. Sein Basale schien einem Wirbelkörper zu entsprechen, die Partes condyloideae einem Wirbelbogen, und die Schuppe den veränderten und verbreiterten Dorn- und Querfortsätzen. Die Annahme von drei Wirbeln in der oben aufgeführten Reihenfolge schien begründet in der Anatomie des jugendlichen Schädels des Menschen wie der Säugetiere. Bei dem Neugebornen (Fig. 147) sind Zwischenknorpel vorhanden, welche eine Trennung des Hinterschädels in die erwähnten Teile durch Maceration ausführen lassen. Goethe fügt bei: ich erwarte die fernere Ausbildung dieser Wahrnehmung mit Zutrauen und sehe den Hauptgedanken, an den sich vieles anschliesst (er meint damit die genetische Entwickelung des Schädels), für alle Zeiten gesichert.

Diese Hoffnung hat sich teilweise verwirklicht, der Hauptgedanke der Zusammensetzung des Schädels aus Wirbeln ist nicht allein erhalten geblieben, sondern auch erweitert worden. Der Fortschritt verlangte freilich, dass zunächst die alte, auf den Verknöcherungen des Basale, des Post- und Praesphenoid, beruhende Wirbeltheorie des Schädels als irrig aus dem Wege geräumt wurde. Huxley hob zuerst die Bedeutung

des kontinuirlichen, ungegliederten Chondrocranium gegenüber dem gegliederten knöchernen Schädel hervor. Für die Beurteilung der Schädels kann deshalb nicht sein Skelett in Frage kommen, sondern nur die übrigen Organe des Kopfes, wie die Nerven und ihre Beziehungen zu den einzelnen Teilen, ebenso die Kiemenbogen.

Obwohl nun Huxley die Wirbelhypothese, die sich auf die obenerwähnten Teile des knöchernen Schädels stützte, bestritt, so vertrat er doch die Ansicht, dass der Schädel aus einer bestimmten Zahl von Metameren oder Segmenten zusammengesetzt sei. Am vollständigsten hat Gegenbaur diese Lehre ausgebildet. Der Knorpelschädel liefert durch das Verhalten zur Chorda, durch die Anpassung an die Sinnesorgane, durch die Beziehungen zu Kopfnerven und zu den Kiemenbogen viele Beweise für die Annahme, dass er aus Segmenten zusammengesetzt sei. An die Stelle der Wirbeltiertheorie ist nunmehr die Segmenttheorie des Schädels getreten. Die vergleichende Embryologie ist noch mitten in der Arbeit, um mit ihren Hülfsmitteln zur Lösung des Problems beizutragen. Trotz vielem Widerspruchsvollen ist so viel gewonnen, dass der Nachweis eines segmentalen Aufbaues des Schädels, wohl für alle Zeiten gesichert ist. Es lässt sich dieses Ergebnis in folgender Weise ausdrücken:

Der Primordialschädel der Selachier stellt die Urform des Schädels dar oder jedenfalls eine Schädelform, aus welcher der Schädel aller höheren Wirbeltiere bis zum Menschen hinauf durch eine Reihe von Umbildungen hervorgegangen ist. Bei seinem Aufbau kommen dorsale und ventrale Teile von Urwirbeln zur Verwendung. Ferner sind Nerven vorhanden, welche metamere Anordnung aufweisen. Die genaue Zahl der Metameren ist heute zwar nicht mehr sicher festzustellen, aber dass der Kopf der kranioten Wirbeltiere aus einem metamer angelegten Körperabschnitt hervorging, ist durch die neueren ontogenetischen Forschungen erwiesen. Damit ist aber der Darstellung, welche vorzugsweise auf morphologische Forschung hin gegeben war, eine ausgedehnte Bestätigung zu teil geworden. Für die spätere Betrachtungen der Kopfnerven, der Kiemenbogen, der in ihnen verborgenen Urwirbelreste ist es notwendig, die morphologische Auffassung und Deutung zu kennen, welche der Ausgangspunkt aller neueren Versuche zur Lösung des Problems geworden ist. Diese Auffassung gründet sich auf folgende Annahmen:

1. Die Kiemenbogen sind als untere, dem Cranium angehörige Bogenbildungen aufzufassen.

2. Zwischen den Kiemenbogen und den unteren Bogen der Wirbelsäule ist eine allgemeine Übereinstimmung zu erkennen. Folglich wird

3. das Cranium einem Abschnitt der Wirbelsäule vergleichbar sein, der mindestens ebenso viele wirbelartige Abschnitte in sich begreift, als Kiemenbogen an ihm vorkommen.

4. Wichtige Übereinstimmungen des Cranium mit der Wirbelsäule liegen in der Verlaufsart der Chorda durch den Hinterschädel, denn sie verhält sich wie an der Wirbelsäule, und ferner in dem Verhalten der Nerven: die austretenden Nerven sind homodynam mit Rückenmarksnerven. — Die Verschiedenheiten des Cranium von der Wirbelsäule sind als Anpassungen, als erworbene Zustände, erklärbar. Die Eigenart des Schädels rührt von der Konkrescenz von Wirbeln her, wie solche Konkrescenzen ja auch an der Wirbelsäule vorkommen. Spätere Abänderungen erfolgten durch verschiedene Einflüsse, vor allem durch die Entfaltung des Gehirns. Die Zahl der in das Cranium eingegangenen Wirbel ist bis jetzt in ihrem Minimum auf neun bestimmbar. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass sie nicht noch beträchtlicher war. Mehrfache, auf eine stattgefundene Rückbildung von Kiemenbogen hinweisende Thatsachen sind im Gebiete der Verbreitung wie der Ursprungsverhältnisse der Nerven bei Selachiern gefunden.

Die weitere Erörterung dieser neuen Lehre kann erst unten erfolgen. Hier sei folgendes erwähnt: Die alte Wirbeltheorie Goethes und Okens hat als solche in der neuen Segmenttheorie keinen Platz gefunden, allein die umfangreichen Beobachtungen, die über die Entwickelung des Schädelgrundes bis zu den sechziger Jahren angestellt wurden, haben dennoch für die Physiologie und Pathologie des Schädelwachstums wertvolle und entscheidende Aufklärungen gebracht (R. Virchow). In der Basis des Schädels sind nämlich zwischen den drei Hauptknochen, dem Basale, dem Post- und dem Praesphenoid zwei Zwischenknorpel-scheiben übrig geblieben. Die eine heisst Spheno-Basilarknorpel (Fig 147); sie erhält sich sehr lange, oft bis zum 25. Jahre und noch darüber hinaus; die andere sitzt zwischen Post- und Prae-phenoid, wird von der Schädelhöhle aus bald durch Knochen überwuchert, bleibt aber noch lange von aussen her bemerkbar. Selbst dann, wenn auch dort die Verknöcherung ihre Spuren verdeckt hat, bleibt sie in der Tiefe nachweisbar. Diese Knorpelscheiben, besonders des vorderen und hinteren Spheno-Basilarknorpels spielen eine hervorragende Rolle bei dem Längen- und Breitenwachstum der Basis, ebenso wie alle auch noch so kleinen Knorpel-schichten, welche zwischen den einzelnen Knochen vorkommen. Wenn sich diese Nähte zu frühe schliessen, das Wachstum der Nahtsubstanz also vorzeitig abgeschlossen wird, entsteht eine Synostose und dadurch eine Missstaltung des Schädels, welche zunächst eine Verkleinerung in derjenigen Richtung hervorbringt, welche auf die synostotische Naht senkrecht steht. Im Umfange der offenen Nähte erfolgt dann eine kompensatorische Vergrösserung. Diese ursprünglichen Hemmungen des Schädelgrundes sind als gestörte Entwickelung aufzufassen. Darum führt sie auch eine Mangelhaftigkeit des Schädeldaches mit sich, und umgekehrt: Hemmungen des Schädeldaches stören auch das Wachstum des Schädelgrundes. Frühzeitiger Schluss der Nähte, namentlich derjenigen an der Basis sind vom grössten Einfluss auf die Stellung des Gesichtsschädels. Die starken Grade der Prognathie bei Mikrocephalen stehen damit im nächsten Zusammenhang. Die Gliederung der Basis wie des Daches in einzelne Abschnitte ist für die normale Entwickelung des Schädels von der grössten Bedeutung.

Die alte Schädelwirbeltheorie Goethes und Okens nimmt im Hinterschädel, wie oben erwähnt, nur drei Wirbel an. Es sind nun schon wieder-

holt kleine Knochen an der Schädelbasis gefunden worden, wie z. B. das Basi-oticum. Durch seine Anwesenheit zerfällt das Basale in drei Abschnitte: in das eigentliche Basale als vordere Begrenzung des Foramen magnum; in das Basi-oticum, das in der Linie zwischen den beiden Spitzen der Felsenbeine erscheint, und endlich in das Praebasiooccipitale, das von dem vorigen durch einen Einschnitt getrennt ist. Eine grössere Zahl von Wirbelresten im Hinterschädel zu finden, sodass die Zahl der angenommenen Metameren damit in Einklang gebracht werden könnte, ist ein verzeihlicher Wunsch. Der Zerfall des Basale in drei Abteilungen hat die Deutung veranlasst, dass es sich in solchen Fällen um eine Hemmungsbildung handle, und dass also im Basale drei Wirbel vereinigt seien. Das Occipitale wird von diesem Gesichtspunkt aus als Wirbelkomplex bezeichnet. Im ganzen sind bisher sechs solcher Beobachtungen[1]) gemacht worden. Noch ist wenig Aussicht, diese Anomalien der Ossifikation im Sinne der neuen Segmenttheorie verwerten zu können. Beachtung verdient die Mitteilung, dass einige paläozoische Fische im vorderen Abschnitt des Schädels fünf Segmente erkennen lassen (Rohan).

Litteratur über die Wirbeltiertheorie des Schädels: Huxley, Hunterian Lectures. 1869; und Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere, a. a. O. 1873. — Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1872. — Derselbe, Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1878; ferner Morph. Jahrb. Bd. 13. 1888. — Parker and Bettany, Morphology of the skull. London 1877. Übersetzt von Vetter. Stuttgart 1879. — Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Jena 1886. — Rabl, Verhandl. der anat. Ges. 6. Vers. Wien 1892. — Rohan, V., Zool. Anz. Bd. 17. Nr. 440. 1894.

b) Entwickelung des Rumpfskelettes.

Die Wirbelsäule entsteht aus den Sklerotomen, d. i. jenen Zellenhaufen, welche an der medialen Seite jedes Urwirbels aus der Urwirbelhöhle auswandern, um die Chorda und das Medullarrohr einzuhüllen. Soviel Urwirbel, soviel einzelne Sklerotome (Fig. 151). Die Zellen der Sklerotome schliessen von beiden Seiten kommend, die Chorda ein, die bekanntlich zuerst dicht am Medullarrohr liegt; hat sich allmählich dieser Abstand vergrössert, so ist ein Sklerotom entstanden, das ein Stück häutiger Wirbelsäule darstellt.

In ihrer Gesamtheit stellen die Sklerotome eine Doppelröhre her für die Chorda und für das Medullarrohr. Der halbe Querschnitt eines solchen Sklerotoms ist aus der Fig. 152 ersichtlich in seinem weiteren Wachstum, die Chorda umgeben von dem bindegewebigen Wirbelkörper (vergleiche die Fig. 151). Zwischen den einzelnen Sklerotomen erhalten sich seitlich Durchtrittskanäle für Gefässe und Nerven, die ebenfalls in metamerer Anordnung den Wirbelkanal verlassen, wie die Nerven und die Venen, oder in ihn eindringen, wie die Arterien. In dieser häutigen Wirbelsäule beginnt bei Rindsembryonen von 7 mm Körperlänge und bei menschlichen Embryonen von 10 mm eine weitere Ausbildung der primitiven Wirbel. In regelmässigen, durch die Myotome bedingten

[1]) Sergi, Bull. R. Accad. med. di Roma. Vol. 12. 1886.

Abständen treten querstehende Ringe dichtgefügten Gewebes auf, die primitiven Wirbelringe (Fig. 152). Sie besitzen bei Rindsembryonen 0,26 mm longitudinalen Durchmesser, und stellen durch Tinktion deutlich nachweisbare Glieder des primitiven Rumpfskelettes dar, das noch keine Knorpelspuren enthält. Der ventrale Teil der Ringe umschliesst die Chorda als hypochordale Spange: seitlich verbreitern sie sich bis zur vollen Breite der Myotome, und drängen sich auch so zwischen dieselben hinein, dass daraus ein intermuskuläres Septum, Myoseptum, entsteht. Jede dorsale Hälfte dieser Ringe ist etwas kaudalwärts geneigt. Die seitlichen Teile der Wirbelringe umschliessen bilateral weiterwachsend, endlich dorsal das Medullarrohr (Fig. 152), wodurch ein kompletter dichter Ring aus Mesoderm hergestellt ist. Dazwischen befindet sich ein mehr als 0,3 mm breiter Ring eines hellen Gewebes, in welchem die Zellen weit

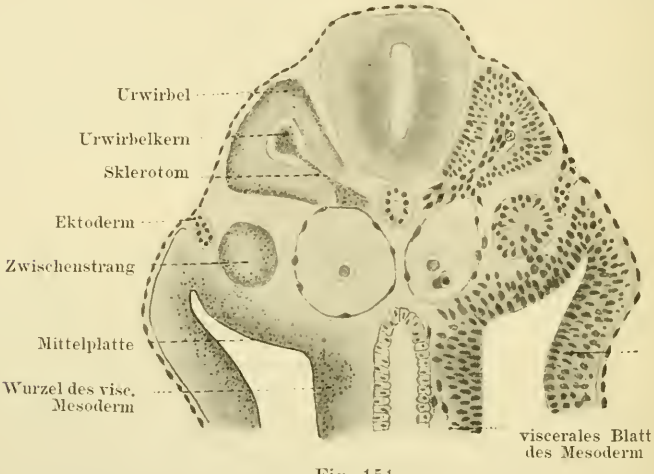


Fig. 151.

Menschlicher Embryo von 4,5 mm Nackenlänge (Ende 3. Woche). Querschnitt in der Höhe der Anlage des Arms. 100 mal vergr.

auseinander liegen. Es wird durch die Ausbreitung des dichten Wirbelringes mehr und mehr reduziert, um später als Ligamentum intervertebrale und als Ligamentum intercrurale zu persistieren. Die nächste Stufe in der Weiterentwickelung stellt die knorpelige Wirbelsäule her. Knorpel tritt auf bei Rindsembryonen mit einer Körperlänge von ca. 17 mm, bei Menschenembryonen von ca. 15 mm und es scheint, als ob dies gleichzeitig an mehreren Stellen des Wirbelringes geschehe. Die Stelle des späteren Wirbelkörpers wird zuerst in Knorpel verwandelt und zwar augenscheinlich bilateral. Zu beiden Seiten der Chorda erscheinen zuerst Knorpelherde, sie verschmelzen aber sehr bald zu einer einzigen Knorpelmasse. Die Verknorpelung der Bogenteile schliesst sich dann an, unabhängig vom Wirbelkörper, und schreitet von der ventralen zur dorsalen Seite langsam fort. Die Vereinigung der knorpeligen Bogen-

schenkel in der dorsalen Mittellinie erfolgt bei den Säugern und dem Menschen erst bei ca. 22 mm Körperlänge. Erst dann, wenn in dem ventralen Stück des Bogens je ein Ossifikationspunkt auftritt, schliessen die knorpeligen Bogenschenkel das Medullarrohr vollends ein. Dieser späte Schluss ist interessant wegen der als Hemmungsbildung persistierenden dorsalen Wirbelspalte, der Spina bifida. Im Bereich des Sacrum bleibt unter solchen Umständen z. B. der mesodermal bindegewebige Wirbelring dorsal bestehen; er wird durch Knorpel nicht verdrängt und nie durch Knochen ersetzt. Zwischen den knorpeligen Wirbelringen bleiben die schon oben erwähnten Ringe mesodermalen Gewebes. Aus dem ventralen Abschnitt entsteht das Ligamentum intervertebrale (Fig. 153), aus dem dorsalen Abschnitt entstehen die Ligamenta intercruralia. Von der inneren Oberfläche der bindegewebigen Wirbel spalten sich die Häute des Rückenmarkes: Dura, Arachnoides und Pia ab (Fig. 152).

Spina bifida.

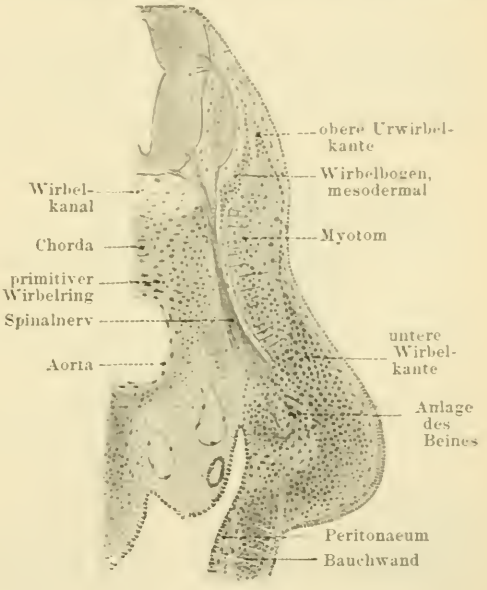


Fig. 152.
Menschlicher Embryo von 10,5 mm Länge. 5. Woche. Querschnitt durch den Hinterrumpf in der Höhe der Anlage des Beines. 30 mal vergr.

Die beiden ersten Halswirbel, Atlas und Epistropheus, legen sich zunächst ebenso an, wie die übrigen. Bei einer Körperlänge von 20 mm (Rind und Mensch) verbreitert sich der Knorpel des Atlaskörpers in seinem kaudalen Abschnitt und überlagert die Anlage des Epistropheus. Dieser vergrösserte Körper bildet den Zahnfortsatz und den ganzen, die kranialen Gelenkflächen tragenden Teil des Epistropheus. Die Articulatio atlanto-epistrophica und das Zapfengelenk gehen aus der Anlage des ersten Wirbels hervor. Die eigenartige Verbreiterung des embryonalen Atlas erklärt das Fehlen der Gelenkfortsätze am Atlas und den bogenförmigen Verlauf der Art. vertebralis. Auch die Nerven, besonders der erste, werden seitlich verschoben. Die den „Zahn des Atlas" durchsetzende Chorda wird in das Ligamentum suspensorium eingeschlossen. Assimilation des Atlas mit dem Occiput kommt bisweilen vor. In solchen Fällen verschmilzt der Atlas mit dem Occiput in höherem oder geringerem Grade, oder er ist nie völlig getrennt gewesen. (Einzelne Fälle bei G. Zoja, l. i. c). Die Sakralwirbel legen sich getrennt an, ebenso die Kaudalwirbel.

Die Rippen entstehen als knorpelige Spangen in dem Mesoderm der intermuskulären Septen. Ihre Knorpel treten zuerst in der Nähe der Wirbelkörper auf, aber unabhängig von ihnen (Hasse und Born). Die Ver-

Halsrippen. knorpelung des Septums schreitet dann ventralwärts fort. Auch im Bereich der Halswirbelsäule legen sich Rippen an, aber sie bleiben rudimentär. Sie verwachsen einerseits mit dem Wirbelkörper, andererseits mit dem Querfortsatz, was bei den Rippen bekanntlich nicht der Fall ist. In der Spalte zwischen beiden verlaufen die Vertebralarterie und die Vertebralvenen; später bildet sich diese Lücke in das Querfortsatzloch um. In abnormen Fällen vergrössern sich die Rippenrudimente im Bereich der Halswirbelsäule und werden zu sogenannten Halsrippen. Auch im Bereich der Lendenwirbelsäule treten Rippenrudimente auf. Der Querfortsatz des Lendenwirbels findet sich in einer Anordnung, welche einer rudimentären Rippe gleicht, er ist also ein Processus costarius. Nicht selten fehlt er und an seiner Stelle findet sich eine rudimentäre Rippe (13. Rippe). Dem Querfortsatz der Brustwirbel entspricht an den Lendenwirbeln der Processus accessorius.

Das Sacrum ist bei Embryonen von 20—22 mm Nackenlänge mächtig entwickelt, weil das Ileum noch klein ist und eine schwache Krümmung zeigt. Es erinnert durch seine langgestreckte Form an primitive Zustände. Die Verbindung mit dem Hüftbein ist durch Bindegewebe hergestellt. Auch an den Sakralwirbeln finden sich noch Rippenrudimente. Die Verbreiterung der Seitenteile, welche ventral liegen und sich am Querfortsatz und am Körper anfügen, besitzen einen besonderen Ossifikationspunkt und sind aus embryologischen wie aus vergleichend-anatomischen Gründen als Rippen zu betrachten, die in besonderer Weise modifiziert erscheinen; dorsal von dieser Pars costalis liegt der stark modifizierte, d. h. verbreiterte Querfortsatz. Am ersten Sakralwirbel sind diese Einzelheiten oft sehr deutlich zu erkennen, weil er erst im Laufe der Ontogenie von dem Sacrum assimiliert wird und bei seiner ersten Entstehung die Zeichen eines Lumbalwirbels an sich trägt. Er kann auch ganz isoliert bleiben, dann besitzt das Sacrum nur vier Wirbel. Diese Erscheinung kann als eine Hemmungsbildung aufgefasst werden, wogegen die häufige Assimilation des fünften Lumbalwirbels als eine Steigerung im Sinne einer Vergrösserung des Sacrum erscheint. Die Entstehung der Rippen ist noch keineswegs für alle Klassen sicher gestellt. Die Rippen der Fische sind wahrscheinlich nicht homolog mit denen der übrigen Wirbeltiere, obwohl sie ebenfalls in die Myosepten hineinragen; die Rippen der Amphibien würden in diesem Falle eine Neuerwerbung darstellen. Die Formen, welche die Wirbel mit ihren Fortsätzen annehmen können, sind ausserordentlich mannigfaltig und verwickelt. Die Kaudalwirbel, 4—5 an der Zahl, werden nur unvollkommen angelegt, vorzugsweise die ventralen Teile, die Körper kommen zur Entwickelung, freilich selbst diese verkümmert. Am ersten Kaudalwirbel werden noch Teile der Querfortsätze und der Bogen angelegt. Die Cornua coccygea sind Rudimente oberer Gelenkfortsätze. Der erste Kaudalwirbel enthält oft schon beim Neugeborenen einen deutlichen kleinen Knochenkern. Gegen das 7. Jahr finden sich auch in den übrigen Kaudalwirbeln Knochenkerne. Die vollständige Verknöcherung erfolgt später als beim Kreuzbein. Die Anlage der Wirbelsäule zählt in der frühesten embryonalen Periode 37—38 Wirbel. Diese Überzahl kommt durch Vermehrung der Kaudalwirbel zustande, welche bis

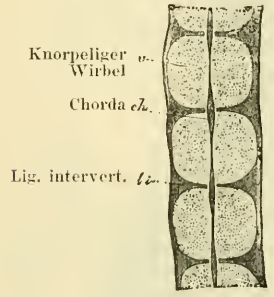


Fig. 153.
Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines acht Wochen alten menschlichen Embryo in der Brustgegend. Aus Kölliker.

zu 9 Kaudalwirbeln anwachsen kann. Schon bei Embryonen von 19 mm Länge sind aber die Anlagen für die vier letzten Kaudalwirbel zu einem einzigen Stück verschmolzen. Dabei ist übrigens zu bemerken, dass die beiden letzten niemals knorpeligen Zustand erreichen.

Das Sternum ist ein Produkt der Rippen: sie sind an ihrem freien Ende durch eine longitudinale Leiste, die Sternalleiste verbunden. Die beiderseitigen Leisten nähern sich einander und verschmelzen schliesslich in der Mittellinie zum unpaaren Brustbein, Knorpelsternum. Erfolgt aber diese Vereinigung nicht, so liegt eine Fissura sterni vor: dieselbe befindet sich in den nicht mit Ectopia cordis komplizierten Fällen median; ist sie unvollständig, so ist stets nur die obere Partie getrennt. Den geringsten Grad der Spaltung stellen jene Fälle dar, in welchen sich in der Mittellinie des Sternum ein oder mehrere ovale Löcher befinden (Ruge). Die kaudalen Enden der beiden Sternalleisten, welche genetisch zu den ersten falschen Rippen in Beziehung stehen, verbinden sich und bilden den Processus ensiformis. Löcher in seiner Substanz sind ebenfalls Hemmungsbildungen wie die Fissura sterni. Das einheitliche Knorpelsternum zeigt später quere Trennungslinien: Andeutungen an einen Zerfall in metamere Stücke.

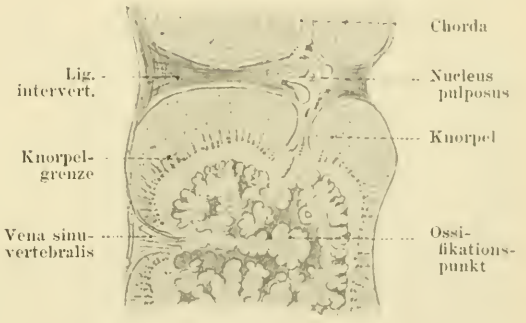


Fig. 154.
Ossifikationspunkt in dem Wirbelkörper. Menschlicher Fötus. 12 cm Länge ($3^1/_2$ Monat). Nach Lebouc q.

Ossifikation der Wirbel. Die Verknöcherung eines jeden Wirbels erfolgt von drei Punkten aus. Zuerst legt sich ein Knochenkern in der Basis jeder Bogenhälfte an, wozu später noch ein dritter in der Mitte des Wirbelkörpers hinzu kommt (Fig. 154). Im fünften Monat ist die Verknöcherung bis an die Oberfläche des Knorpels vorgedrungen. Jeder Wirbel ist jetzt deutlich aus drei Knochenstücken zusammengesetzt, welche durch Knorpelbrücken miteinander verbunden werden. Im ersten Lebensjahr verschmelzen die beiden Bogenhälften untereinander. Erst im dritten und achten Jahre vereinigen sich Bogen und Körper.

Ausser den eben beschriebenen Haupt-Ossifikationspunkten kommen noch Nebenossifikationspunkte in späteren Jahren vor. So entstehen die Epiphysenplatten an den Endflächen der Körper und die kleinen Knochenstückchen an den Enden der Wirbelfortsätze (Dorn- und Querfortsätze). In den drei oberen Kreuzwirbeln sind je fünf Knochenkerne, in den unteren je drei. Zuerst verwachsen die Seitenstücke, dann das

mittlere Stück. Die Ossifikation des Brustbeines geschieht mittelst mehrerer Knochenkerne (zwischen 6—13). Sie sind am häufigsten so angeordnet, dass dem ersten Abschnitt (zwischen dem 2. und 3. Rippenpaare) ein grösserer Knochenkern zukommt, den folgenden Abschnitten kleinere. Diese Knochenkerne treten in dem letzten Monat des intrauterinen Lebens auf und in dem ersten Monat nach der Geburt. Vom 6.—12. Jahre verschmelzen die nebeneinander liegenden Kerne und bilden 3—5 Stücke, die mit der Vollendung des Wachstums synostosieren. Am Schwertfortsatz erscheinen 1—2 Knochenkerne erst im Kindesalter. In dem sechsten Monat des Fötallebens tritt ein Knochenkern in der Handhabe des Brustbeines auf. Auf ihrem oberen Rande finden sich zuweilen zwei Knöchelchen aufgelagert, Ossa suprasternalia. Diese sind selbstständige Skelettgebilde, die aus einem Episternum hervorgehen, welches bei der ersten Anlage der Handhabe aus dem vordersten Teil der Sternalleiste entsteht und in der Regel mit der Handhabe verschmilzt (Luschka, Gegenbaur).

Episternum.

Es ist noch eine offene Frage, ob die Wirbel bei allen Klassen der Wirbeltiere in allen Einzelheiten homologe Bildungen sind. Wahrscheinlich sind die Wirbel der Säuger und Sauropsiden wie die der Amphibien nur im allgemeinen homolog mit denen der Fische. Die Untersuchung der Selachier hat nämlich gezeigt, dass auf ein Myotom und ein Neurotom zwei Wirbel kommen. Allein das Verhalten ist nicht überall das nämliche. An der Schwanzspitze sind Myotom und Wirbel (Sklerotom) gleich. Weiter nach vorn am Schwanz entspricht jedes Myotom zwei Sklerotomen. An der Übergangsstelle von Schwanz und Rumpf treten je zwei Wirbel unter Ausfall eines Bogens oder eines Interkalarstückes zu einem ganzen Wirbel zusammen. Weiter nach vorn werden dann die Wirbel und Myotome immer schmäler, so dass von je zwei ursprünglich vorhandenen Myotomen immer das eine als völlig ausgefallen zu betrachten ist. An dem Schädel endlich ist die Verschmelzung der Myotome und ihrer Abkömmlinge noch weiter gediehen (P. Meyer). Im Hinblick auf solche Erfahrungen ist vielleicht folgende Stufenreihe in der Entwickelung der Wirbel anzunehmen: Polyspondylie, Diplospondylie, Monospondylie (Hasse).

Die Verhältnisse bei den Selachiern verglichen mit denen der Säuger zeigen, wie bedeutend die Verschmelzungen waren, bis die Wirbelbeschaffenheit der höheren Tiere erreicht war. Vielleicht hat die Muskulatur dazu den Anstoss gegeben, als am Kopf und am Schwanzteil die Gegensätze zu dem Rumpfe sich entwickelten. An den Wirbeln des Menschen, wie an denen der Säuger entstehen bei der Verknöcherung des Körpers drei übereinanderliegende, durch Knorpelschichten getrennte Lagen, die Epiphysen und die Diaphyse der Wirbelkörper. Vielleicht beruht diese seltsame Art des Aufbaues auf alter atavistischer Grundlage. Bei dem Menschen kommen bisweilen überzählige Wirbel vor, z. B. eine Wiederholung des Epistropheus (Lebouc q). In solchen Fällen handelt es sich um die Frage: ob Einschaltung oder peripherer Zuwachs? Einzelne Abschnitte der Wirbelsäule können um einen Wirbel vermehrt werden, ohne dass doch eine Interkalation eintritt. Dies geschieht, wenn der erste Sakralwirbel in einen Lumbalwirbel verwandelt wird. Dreizehn Brustwirbel kommen dann vor, wenn der erste Lendenwirbel von der Brustwirbelsäule assimiliert

wird. In jedem dieser beiden Fälle nimmt der betreffende Wirbel die Eigenschaften der betreffenden Abteilung an. Der dreizehnte Brustwirbel bildet dann, an Stelle des Rippenrudimentes der Lendenwirbel, eine vollständige Rippe aus. Eine Verminderung der Halswirbel kann durch Assimilation zustande kommen. Die Ontogenie der Wirbelsäule zeigt drei Stufen, welche die Erscheinungen der Phylogenie wiederholen: zuerst nur die Chorda, dann eine Wirbelsäule aus Knorpel, wie bei den Knorpelfischen, einer der ältesten Tierformen, und endlich eine Wirbelsäule aus Knochen, wie bei den Knochenfischen und den Stapedifera, ein lehrreiches Beispiel für den Parallelismus zwischen der Entwickelungsgeschichte des Individuums und derjenigen des Wirbeltierstammes. Trotz dieser wichtigen Erkenntnis ist die ontogenetische Entwickelung der Wirbelsäule noch dadurch verwickelt, dass der oben erwähnte primitive Wirbelring, d. i. die mesodermale Grundlage für jeden Wirbel, zur Hälfte an das vordere, zur Hälfte an das hintere Myotom anstösst. Wirbelringe und Myotome decken sich nicht, sondern alternieren. Diese Anordnung hat zur Annahme einer „Neugliederung" der Wirbelsäule geführt, wozu ein Ausdruck Remaks verleitet hat. Allein er stellt die primitiven Wirbel nicht den bleibenden gegenüber, auch er unterscheidet die aus den Ursegmenten hervorgegangenen Wirbel, die wir jetzt Sklerotome nennen. Die Neugliederung ist auch von ihm nur als Umbildung des bindegewebigen Wirbelringes in einen knorpeligen aufgefasst worden, wobei die Ligamenta intervertebralia und intercruralia allmählich zum Vorschein kommen. Allerdings entsteht der Schein einer Neugliederung, aber in Wirklichkeit darf darunter nur eine gewebliche Umwandlung verstanden werden. Diese schafft aus dem früher einfachen Sklerotom erst einen dichteren Wirbelring von mesodermalem Gewebe, und dazwischen eine helle Schichte, welche an die benachbarten Myotome — an das vordere und hintere — anstösst. Dann wird dieser Wirbelring allmählich in Knorpel verwandelt, die hellen Schichten zeigen die Stellen für die Zwischenscheibe und die Zwischenbänder. Diese reichen an die benachbarten Myotome, wie denn überhaupt die Zwischenscheibe zwei benachbarte Wirbel verbindet und ihnen doch gleichzeitig angehört.

Neugliederung.

Abnorme Spaltung der Wirbelkörper, die bisweilen vorkommt, kann auf einer Hemmungsbildung beruhen, nachdem eine bilaterale Anlage in den Sklerotomen, also auch des Blastems für die Wirbelkörper feststeht.

Spaltung.

Die Herkunft der Intervertebralspalte ist noch ungenügend aufgeklärt. Die Myotomspalte wie sie bei Reptilien als eine Fortsetzung des Myocöl vorkommt, soll mit der späteren Intervertebralspalte nicht zusammenhängen (Corning). Die Intervertebralspalte wäre demnach eine spätere Bildung.

Die ersten Zeichen der physiologischen Krümmung der Wirbelsäule treten im dritten Fötalmonat auf und zwar im Bereich des letzten Lenden- und des ersten Kreuzwirbels in Form einer geringen Vorwölbung. Dazu kommt im untersten Teile des Steissbeines eine Krümmung desselben ventralwärts. In der ersten Hälfte des vierten Monats (Länge des Embryo 10—13 cm) stellt das Kreuzbein noch eine gerade Fortsetzung der Wirbelsäule dar. In der zweiten Hälfte des vierten Monats (Fötus von 14—17 cm) hat das Becken schon die Formen der späteren Zeit. Schon jetzt sind die Kreuzwirbel vorn höher als hinten (Fehling). Diese Merkmale, vielleicht einst durch die Rumpflast ent-

standen, entstehen jetzt durch Vererbung. — Was die übrige Wirbelsäule betrifft, so verläuft sie noch beim Neugeborenen vom Halsteil bis zum vorletzten Lendenwirbel gerade, nur eine ganz schwache Krümmung nach vorn ist angedeutet. Erst am fünften Lendenwirbel beginnt die Beckenkrümmung.

In keinem Entwickelungsstadium entsprechen die Krümmungen der menschlichen Wirbelsäule denjenigen eines erwachsenen Vierfüsslers, wie schon behauptet worden ist. Die kindliche Wirbelsäule darf man jedoch in dieser Hinsicht mit der Wirbelsäule eines Cercopithecus vergleichen, obwohl auch dann der Vergleich noch etwas gezwungen ist. Der Orang-Utan nähert sich in seiner Wirbelsäule, was die Krümmung betrifft, beträchtlich einem Knaben von sechs Jahren; der Gibbon steht hierin zwischen einem Knaben von 6 Jahren und einem Mädchen von 13 Jahren, doch ist der Gibbon deutlich verschieden durch das gering entwickelte Promontorium. Der Chimpanze zeigt eine Wirbelsäulenkrümmung, welche derjenigen eines erwachsenen Mannes sehr ähnlich ist. Allein alle diese Vergleiche vertragen keine sehr genaue Betrachtung. Eine allgemeine Ähnlichkeit ist jedoch unverkennbar (Cunningham).

Litteratur: Wirbelsäule: Wagner, R., Die Lehre von den Knochen in Sömmerings Lehre vom Baue des menschlichen Körpers. 2 Bde. 1839. — Schwegel, Sitzungsber. Wien. Akad. math.-nat. Klasse 1858. — Rosenberg, Morph. Jahrb. Bd. 1. 1876. — Mayer, P., Mitteil. zool. Stat Neapel. Bd. 6. — Hasse, C., Anatomische Studien. Leipzig 1872. — Hasse, System der Elasmobranchier. Jena 1879—1882. 4°. — Corning, Morph. Jahrb. Bd. 17. 1891. — Cunningham, J. D. in Cunningham Mem. No. 2. Roy. Irish Acad. Dublin 1886. — Leboucq, Anat. Anz. 1894. — Zoja, G., R. Istitut. Lombardo di Sc. e L. 1881. 4°. — Rippen: Hasse und Born, Zool. Anz. 1879. — Rabl, Morph. Jahrb. Bd. 15, 19. 1892. — Götte, a. a. O. — Balfour, a. a O. — Göppert, Morph. Jahrb. Bd. 23. 1895, Festschrift f. Gegenbaur, 1896. — Sternum: Ruge, Morph. Jahrb. Bd. 5. 1880.

c) Entwickelung der Extremitäten und des Gliedmassenskelettes.

Wolffsche Leiste.

Die Extremitäten treten zuerst als längliche Verdickungen auf der Wolffschen Leiste hervor, die zwischen Stammzone und Parietalzone sich angelegt hat. Die Leiste besteht aus Ektoderm und Mesoderm. Sobald später die Gliedmassen sich als schaufelförmige Platten deutlicher entwickelt haben (Figg. 134 und 155), tritt die dazwischen befindliche Strecke der Wolffschen Leiste zurück, nur nicht der proximale, zwischen oberer Extremität und Kopf befindliche Teil. Gerade dieser Abschnitt bleibt bei Vögeln, Säugern und dem Menschen noch längere Zeit erhalten. Die Extremitätenanlagen sitzen, wie ein Blick auf die Figuren zeigt, also nicht wie Knöpfe auf der Wolffschen Leiste, sondern sie erheben sich allmählich. Bei menschlichen Embryonen von 4,2 mm Länge und einem Alter von 21 Tagen ist die Leiste sowohl, wie die frühesten Anlagen der Gliedmassen deutlich erkennbar. Der Arm

ist dabei, wie überhaupt der Vorderrumpf, in der Entwickelung voraus. Dieser Grössenunterschied verliert sich für kurze Zeit. An einem Embryo von 10 mm Nackensteisslänge ist die Anlage des Beines (Fig. 155 *B*) mächtiger als jene des Armes (Fig. 155 *A*). Auch quellen an der Wurzel der Armanlage die Ränder der Wolffschen Leiste hervor und klemmen die Abgangsstelle etwas ein[1]). Bei einem Embryo von etwas mehr als 12 mm Nackensteisslänge sind die Armanlagen dagegen wieder grösser als jene der Beine, auch die Form ist auffallend verschieden und bleibt von nun an so. Noch fehlt überdies jedes Anzeichen von einer Rotation um die Längsachse der Extremität; die Streckseite ist dorsal, die Beugeseite ventral gerichtet, der später radiale Rand kranial, der ulnare kaudal.

Aus den in Figg. 155 *A* und *B* abgebildeten Platten entstehen Hand und Fuss. Die übrigen Abschnitte der Extremitäten rücken im weiteren Verlauf erst nach, ihr Bildungsmaterial befindet sich noch im Innern des werdenden Organismus. Die Hand- und Fussplatten gehen rechtwinkelig vom Körper ab. Bei Embryonen von 12 mm Länge besteht die Extremitätenanlage aus den eben erwähnten Platten und Vorderarm und Unterschenkel (Figg. 156 *A* und *B*). Jetzt beginnt die Anlage des Arms etwas herabzusinken (Fig. 156); sie bildet dadurch einen spitzen Winkel zur Rumpfachse, wenn die Chorda als Achse angenommen wird. Die Anlage des Beines rückt im Gegensatz zu derjenigen des Arms mit ihrer Spitze etwas hinauf. Die Zweigliederung der embryonalen Extremitäten ist äusserlich zu erkennen, sofern als sich Hand und Fuss deutlich abgegliedert haben, durch einen seichten Einschnitt. An der Spitze der Extremitäten ist das Epithellager verdickt in Form einer starken Leiste, wahrscheinlich die erste Erscheinung des Nagelsaumes.

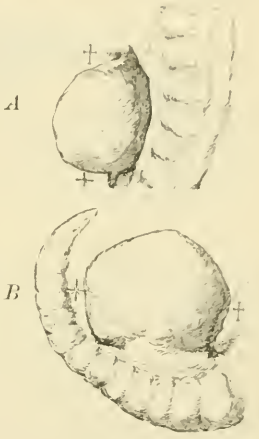


Fig. 155.

A Anlage des Arms. *B* Anlage des Beines eines menschlichen Embryo von 10 mm Länge, die Stellung zur Scheitel-Steissachse ist beibehalten. Nach einer Photographie.

† Radiale und tibiale Kante,
* Ulnare und fibulare Kante.

Die Thatsache, dass die Extremitäten zunächst als spindelförmige Verdickungen im Verlauf der Wolffschen Leiste hervortreten, ist ein Hinweis, dass für den Aufbau der Gliedmassen aus den nächstliegenden Gebiet Muskel- und Nervenanlagen herbeigezogen werden. Auch die Haut des Schultergürtels stammt aus einer weiteren Umgebung. Das zeigen die Hautnerven des Erwachsenen, aber nicht minder die Muskelnerven, welche vom Kopf (Accessorius), von dem Plexus cervicalis superior und inferior, ja selbst von dem ersten und

[1]) Der Embryo, dessen Extremitäten hier abgebildet, ist besonders gut entwickelt, an eine Abnormität ist nicht zu denken, denn er ist sonst in jeder Beziehung tadellos und überdies direkt dem Uterus entnommen. Er ist etwa 27 Tage alt. His, Anat. a. a. O. S. 238. Embryo Pr.

zweiten Thorakalnerven herbeikommen. An dem Beckengürtel ragen Muskeln hinauf bis zum ersten Lendenwirbel, und fünf thoraco-lumbale Nerven verbinden sich mit denen des Sakralplexus, um zu den Muskeln und der Haut der Extremitäten zu gelangen. Es besteht keine so scharfe Grenze zwischen den Muskelgruppen und Nervengeflechten des Rumpfes und der Extremitäten, wie es auf den ersten Augenblick scheinen möchte. Bei Selachiern und Reptilien lässt sich überdies direkt nachweisen, dass in die spindelförmige Erhebung für die Extremitäten Muskelknospen von Urwirbeln eintreten (Fig. 75, S. 141).

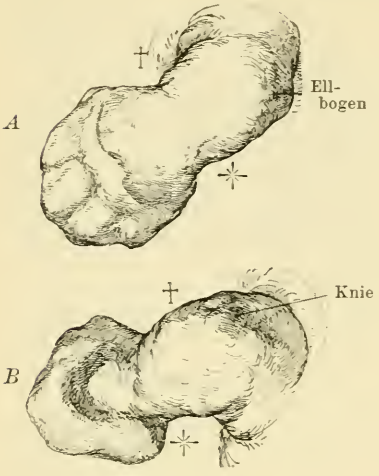


Fig. 156.

A Arm, *B* Bein eines menschlichen Embryo von 12,5 mm Länge. Die Extremitäten in ihrer natürlichen Stellung zur Nacken-Steisslinie.

† Radiale und tibiale Kante, ✳ Ulnare und fibulare Kante.

1. Obere Extremität.

Die Anlage der Hand zeigt bei Embryonen von 12 mm (5. Woche) auf der dorsalen Fläche seichte Rinnen zwischen Erhebungen. Diese deuten bereits die kommende Pentadaktylie an: der mittlere Strahl ist am stärksten entwickelt (Fig. 156) und ragt am weitesten nach vorn, daran reiht sich der erste und dritte Strahl an und die Seitenstrahlen bilden kleine Ecken. Am Fuss sind diese ersten Zeichen hiervon ebenfalls erkennbar, allein schwächer; man kann jedoch leicht erraten, wo die kleine, wo die grosse Zehe und wo die übrigen Zehen sich anlegen werden. Freistehende Finger oder Zehen giebt es noch nicht, das Material hierfür ist noch im Innern der Platte verborgen. Die Finger und Zehen erscheinen in der ersten Hälfte des zweiten Monats und am Ende des zweiten und am Anfang des dritten Monats sind sie wie in den Figg. 157 *A* und *B* ausgebildet. Die Finger sind noch kurz und dick und haben stark entwickelte palmare Polster; die Abbildung der Fig. 157 *A* zeigt die Hand eines Embryo von 24 mm Kopfsteisslänge. Vier Finger liegen dicht aneinander, als ob sie verwachsen wären, aber sie sind dennoch frei. Die Zehen (Fig. 157 *B*) sind dagegen mit Ausnahme der grossen noch nicht getrennt, die Schwimmhaut reicht bis an die Spitze, es besteht also noch embryonale Syn-

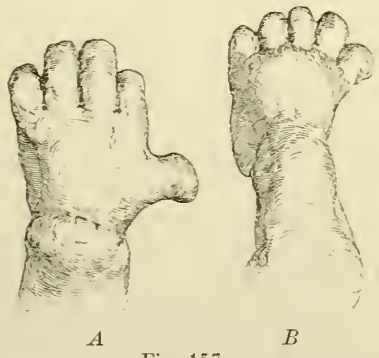


Fig. 157.

A Hand, *B* Unterschenkel eines menschlichen Embryo von 27 mm Länge.

daktylie. Die Zehen zeigen grosse Übereinstimmung miteinander, die grosse Zehe lässt allerdings schon ihren späteren Umfang bemerken, die kleine Zehe hat aber auch eine ansehnliche Grösse. An der Hand besteht dagegen eine grosse Verschiedenheit der Finger. Zeige- und Kleinfinger sind kurz, der Daumen in rechtem Winkel, pithekoid, abstehend. Bei den anthropoiden Affen ist der Index stets kürzer als der vierte Finger, am wenigsten ist dies bei dem Gorilla der Fall.

Die Stelle des Ellbogen- wie des Kniegelenkes ist bei dem Embryo von 12 mm äusserlich erkennbar: das Ellbogengelenk als ein kaudal gerichteter Winkel, welcher nahezu in der nämlichen Linie mit dem ulnaren Rand der Handanlage sich befindet; das Kniegelenk als ein lateral und etwas kranial gerichteter Winkel. Hand- und Fussanlage haben dagegen noch eine vollkommen laterale Lage, d. h. Vola und Planta parallel mit der Sagittalebene. Damit der kraniale Fussrand mit der grossen Zehe (Fig. 156 *B*) schliesslich medial gelangt, ist noch eine beträchtliche Rotation notwendig. Das Ellbogengelenk ist bereits nach dem kaudalen Rumpfende hin gerichtet und der Daumen und Kleinfingerrand liegen in der nämlichen Orientierung auf dem Rumpf, wie bei dem Erwachsenen, wenn er die offene Hand platt auf die Brust legt. Es zeigen sich also manche Unterschiede schon frühe zwischen Arm und Bein.

Um die 9.—10. Woche bezeichnen kleine Hügel die Stellen, an denen die Nägel entstehen. Daraus bilden sich dann die Nagelbetten. Am Uebergang des Nagelbettes in die leistchentragende Haut der Fingerbeere findet sich der Nagelsaum, ein Rudiment des Sohlenhorns, das bei den Säugern eine beträchtliche Entwickelung besitzt, und sich bei den Anthropsiden stufenweise abschwächt. Das Nagelbett ist bei demselben Fötus an den Fingern weiter vorgeschritten als an den Zehen und das Gleiche tritt auch bei den histologischen Anlagen des Nagels zu Tage. Es stimmt dies mit der früheren Entwickelung der Hand im Vergleich mit dem Fuss überein.

Im Innern bestehen die Extremitäten bei 4,2 mm langen Embryonen aus einer gleichförmigen Zellenmasse, die in kontinuierlichem Zusammenhang mit denen der Wolffschen Leiste steht; ein axialer Stab von dichterem Gewebe ist noch nicht zu erkennen. Bei etwas älteren Embryonen, 6—7 mm, macht sich durch dicht liegende Zellen die Anlage des axialen Skelettes als Vorknorpel bemerkbar. Die dichtliegenden Zellen haben eine geringe Menge von Protoplasma um sich und machen mehr den Eindruck von dichtgedrängten Kernen. Noch ist das Armskelett ein ungegliederter Stab von Zellen. Bald lassen sich die einzelnen Abteilungen erraten, in Form von dichteren Zellhaufen. Gelenkhöhlen fehlen noch, doch sind die Stellen als helle Zwischenzonen innerhalb des dichtern Achsenstabes zu erkennen. Auch die Scapula soll schon als ein dichter Zellenhaufen erkennbar sein. Mit dem Auftreten von echtem hyalinen Knorpel zeigen Knorpelcentren die Anlage der einzelnen Skelettabschnitte schärfer, weil dadurch die Zwischenzonen als

Vorknorpel.

helle Stellen um so deutlicher hervortreten. Im schaufelförmigen Ende sieht man fünf Strahlen, die als Anlagen für die fünf Metakarpalknochen und zugleich als Bildungsmaterial für die Phalangen anzusehen sind. Im Bereich der späteren Handwurzel liegt eine breite Anhäufung von Bildungszellen, an der sich sowohl die Anlagen für Ulna-Radius wie die fünf Strahlen begegnen. So ist es an der Hand eines Embryo von 14 mm. In dieser Anhäufung sind dann erkennbar die Anlagen der einzelnen Karpalknochen, darunter auch:

Centrale. Das Os centrale (Fig. 158). Es stellt ein ansehnliches Knötchen dar im Vergleich mit den übrigen Bestandteilen. Es ist 0,12 mm breit und liegt in der Nähe des Naviculare einerseits und des Multangulum

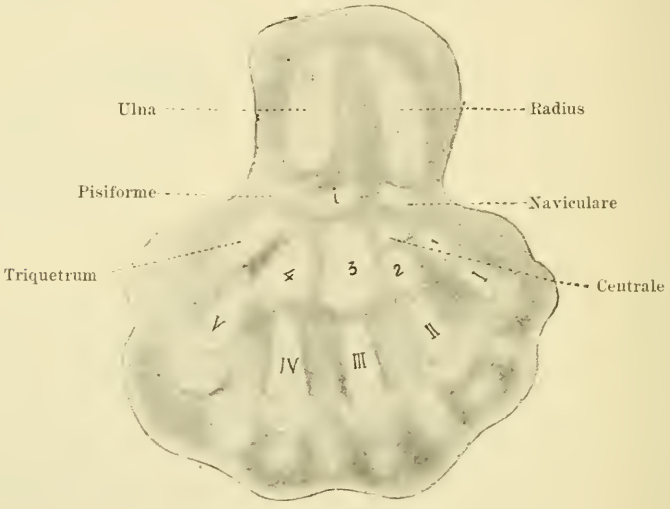


Fig. 158.

Vorderarm und Hand eines menschlichen Embryo von 14 mm Nackensteisslänge, unter dem Compressorium gesehen. 1, 2, 3, 4 Carpalia, I, II, III, IV, V die Metacarpalia. Die Halbmonde an der Spitze der Metacarpalia entsprechen den späteren Articulationes metacarpo-phalangeae. Die Grundphalangen sind dicht am Rand erkennbar, in der Flucht der Metacarpalia.

majus, minus und Capitatum andererseits (Fig. 158). Später verschmilzt es mit dem Naviculare. Bei dem Embryo von 17—18 mm beginnt schon der Verwachsungsprozess, um gegen das Ende des dritten Monats vollendet zu sein. Bisweilen erhält es sich isoliert (in etwa drei pro Mille).

Das Centrale gehört vom stammesgeschichtlichen Standpunkte aus zu den primitiven = (alten) Elementen des Carpus, und hat dieselbe morphologische Bedeutung wie alle andern. Auch seine Lage ist typisch die nämliche geblieben. Es persistiert im freien Zustand während des ganzen Lebens bei vielen Affen und gilt mit Recht als ein überzeugendes Argument für die Descendenzlehre. Bei dem Gorilla und Chimpanze verwächst es zwar mit dem Naviculare wie bei dem Menschen, aber bei dem Orang erhält es sich während des ganzen Lebens. Bei Hylobates ist es ebenfalls nachgewiesen worden. — Bei

den Cetaceen kommt eine Vermehrung der Phalangen vor. Bei den Embryonen derselben ist aber die Zahl der Phalangen noch grösser; sie wird also im Laufe des Wachstums reduziert. Alle Phalangen, wie gross ihre Zahl auch sein möge, haben denselben morphologischen Wert. Entstehung, Bau und Verknöcherung sind bei den permanenten wie bei den ephemeren Phalangen übereinstimmend. Diese Erscheinung ist als „Reduktion" von Interesse. Bei dem Menschen ist am Ende und auch am Anfang der Wirbelsäule ein ähnlicher Vorgang nachgewiesen.

Das Pisiforme erscheint mit den übrigen Karpalknochen zugleich und schon bei Embryonen von 12,5 mm (Fig. 158) als ein Knorpelknötchen distal von der Ulna, obwohl noch keine Sehne entwickelt ist. Die Carpalia bleiben sehr lange im knorpeligen Zustande erhalten. Zur Zeit der Geburt sind sie noch sämtlich knorpelig. Die Verknöcherung beginnt bei allen enchondral; bei dem Capitatum während des ersten Lebensjahres, dann folgen sich allmählich Hamatum, Triquetrum, Lunatum, Naviculare und Multangulum minus in Zwischenräumen von $^3/_4$—1 Jahr. Im 8. Jahr erscheint ein Knochenkern im Multangulum majus. Die Verknöcherung des Pisiforme erfolgt erst gegen das 12. Jahr. Die Metakarpalknochen entstehen nicht gleichzeitig; zuerst treten die Züge des Vorknorpels für Nr. 2, 3 und 4 deutlich hervor, während die übrigen, Nr. 1 und 5, noch kaum angedeutet sind. Die knorpeligen Anlagen der Metakarpalknorpel eilen denen der ersten Reihe der Carpalia in der Entwickelung voraus. Die zweite Reihe der Carpalia gliedert sich von den Metacarpalia ab (sicherlich von den ersten vier). Die knorpelige Anlage der Phalangen erscheint wie eine Abgliederung von dem distalen Ende der Metakarpalknorpel.

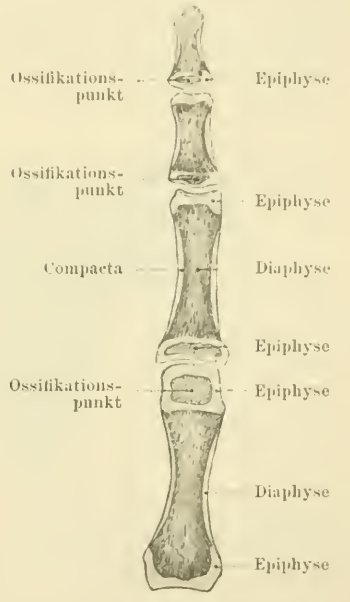


Fig. 159.
Mittelfinger in dem 7. Lebensjahre.

Ossifikation. Die Metacarpalia verknöchern im Anfang des vierten Monats vom Mittelstück aus. Es treten in jedem Knochen nur zwei Verknöcherungspunkte auf, und zwar im Mittelstück und in einer Epiphyse. Am Daumen befindet sich der Epiphysenkern proximal, an den übrigen Metacarpalia distal (Fig. 159). Die entgegengesetzte Epiphyse wird von der Diaphyse aus ossifiziert. In einzelnen Fällen kommt es an dem Metacarpale des Daumens in jeder Epiphyse zu einem Verknöcherungspunkt. Dasselbe kommt auch bisweilen am zweiten Metacarpale vor. Das sind Zeichen, dass die Metacarpalia wie andere Röhrenknochen zu beurteilen sind, mit dem Unterschiede freilich, dass der eine Epiphysenknorpel von der Diaphyse aus verknöchert.

Die Kerne in den Epiphysen beginnen erst im dritten Jahr zu erscheinen. — Die Ossifikation der Phalangen beginnt im vierten Monat mit der Grundphalange, dann folgt die Endphalange. Das proximale Ende ist bei der Geburt noch knorpelig; nach den ersten Lebensjahren entwickelt sich dort ein Epiphysenkern (Fig. 159), der erst nach der Pubertät mit der Diaphyse verschmilzt. Die Diaphyse der Vorderarmknochen verknöchert im dritten Fötalmonat. Die Epiphysen bleiben oft bis zum fünften Lebensjahre knorpelig; zuerst tritt je ein Knochenkern in den distalen Epiphysen auf; in den proximalen Diaphysen erscheint derjenige des Radius im 5.—7. Jahre; in der Ulna erscheinen zwei, einer medial im Olekranon (11. Jahr), einer lateral (im 14. Jahr). Epi- und Diaphysen verschmelzen an den oberen Enden um das 16. Jahr, an den unteren Enden im 19.—20. Jahr, an welchen der knorpelige Processus styloideus ulnae und radii spät erst kleine Knochenkerne erhalten. Diese haben in der jüngsten Zeit besondere Beachtung gefunden als Reste rudimentär gewordener (Finger) Strahlen. Auch in dem Processus coronoideus ulnae tritt ein sogenannter Nebenkern auf, ebenso wie in der Tuberositas radii.

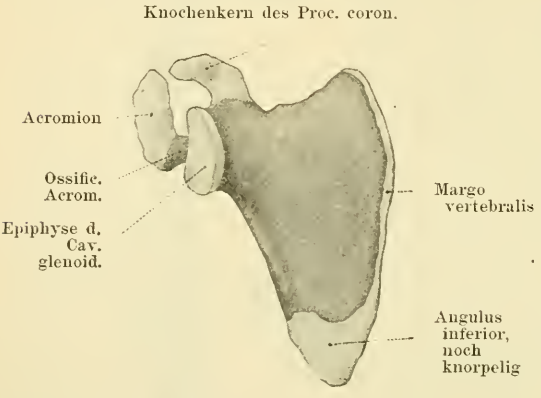


Fig. 160.
Schulterblatt aus dem 2. Lebensjahr, von vorn gesehen verkleinert.

Die Entwickelung des Oberarmes und des Schultergürtels folgt derjenigen der Hand und des Vorderarmes. Die knorpelige Anlage des Humerus erhält in der achten Woche eine perichondrale Ossifikationsstelle im Mittelstück. Bei der Geburt sind die beiden Enden noch knorpelig, um dann im zweiten Lebensjahr einen Ossifikationspunkt zu erhalten. Am proximalen Ende tauchen im Tuberculum majus und minus besondere Knochenkerne auf, so dass also dort drei nebeneinander vorkommen, die im fünften Jahr vereinigt sind. Im distalen Ende treten vier Knochenkerne in folgender Reihe auf: im Capitulum, im Epicondylus medialis, in der Trochlea und in dem Epicondylus lateralis. Die der Epicondylen heissen Nebenkerne, die anderen die Hauptkerne des Ossifikationsprozesses. Schliesslich vereinigen sich alle untereinander und dann verwächst die einheitliche Epiphyse zwischen dem 16.—18. Jahr mit der Diaphyse. Das Schulterblatt verknöchert perichondral zuerst in der Nähe des Collum anfangs des dritten Monats. Lange bleibt noch Knorpel bestehen an Basis und Acromion. Im Coracoid entsteht ein Knochenkern im ersten Lebensjahr, dessen Verschmelzung nach dem 16.—18. Jahr eintritt (Fig. 160). Accessorische Kerne erscheinen an der Gelenkfläche, längs der Basis im Acromion und im unteren Winkel am oberen Pfannenrande. Dieser letztere Kern verbindet sich mit demjenigen des Coracoid, so dass dadurch dieses an der Cavitas glenoidalis teilnimmt. Bis zum 22. oder 25. Jahr sind alle Kerne miteinander vereinigt. Das Schulterblatt verlängert sich in kaudaler Richtung, das beweist seine Anlage im Bereich des 4. bis 8. Halsmyotoms; es erfährt gleichzeitig eine Drehung um die festgelegte Articulatio sterno-clavicularis. Das Schlüsselbein ossifiziert von allen Knochen

am frühesten; es entsteht ohne knorpelig präformiert zu sein, doch erscheint etwas Knorpel an dem Knochenkern sowohl nach dem Sternum als auch nach dem Acromion hin. Die Ossifikation bedeckt diesen Knorpel bei dem Fortschreiten des Prozesses. Dieser abweichende Entwickelungsgang stimmt mit den an niederen Wirbeltieren beobachteten Vorgängen überein. Die Clavicula ist bei den Fischen ein Integumentknochen, der sich am frühesten ausbildet. Die Beteiligung von Knorpel ist eine spätere Erwerbung, aber die alten Beziehungen zum Integument bleiben noch bei hoher Organisation erkennbar.

Neben den obenerwähnten Bestandteilen der Hand verdienen noch folgende Beachtung:

1. Die Sesambeine. Sie sind echte, knorpelig präformierte Skelettteile; sie entstehen nach denselben Regeln und sind nicht abhängig von äusseren (mechanischen) Momenten. 2. Die überzähligen Carpalia, von denen neben den obenerwähnten neun noch dreizehn entwickelungsgeschichtlich sichergestellt und noch ein paar weitere vergleichend anatomisch beglaubigt sind (Pfitzner). Sowohl die Sesambeine als die überzähligen Carpalia des Menschen sind keine Neuerwerbungen, sondern sind phylogenetisch vererbte Skelettstücke. Die ältesten bekannten Säugetiere besassen bereits „überzählige" Carpalien und Sesambeine (Thilenius).

2. Untere Extremität.

Die erste Anlage der unteren Extremität stimmt mit derjenigen der oberen insofern überein, als auch sie als eine spindelförmige Verdickung der Wolffschen Leiste auftritt und sich über mehr als fünf Ursegmente erstreckt. Aber sehr bald machen sich doch manche Unterschiede bemerkbar, wie verschiedene Stellung zur Rumpfachse, Lage der Patellargegend nach vorn, der der Ellbogengegend nach hinten und Unterschied der Form von Hand und Fuss (Figg. 155 und 156). Was den Ausbau der inneren Teile betrifft, so treten auch hier erst ununterbrochene Strahlen von dichtgedrängten mesodermalen Zellen auf, dort wo später das knorpelige Skelett auftreten soll (Vorknorpel). In der Bahn dieser Strahlen entstehen dann Knorpelherde für die einzelnen Abteilungen der späteren Extremitätenknochen, während in den dazwischenliegenden Strecken die Gelenkbildung erfolgt. Wie an der Hand, so sind auch am Fuss des Embryo von 14 mm Nackensteisslänge die Knorpelanlagen für den Tarsus und Metatarsus schon erkennbar, ebenso diejenigen der Tibia und Fibula. Die einzelnen Tarsalknorpel erlangen nicht sogleich die nämliche Stellung wie später die Knochen. Noch bei dem Neugeborenen ist das Caput tali stark tibialwärts gerichtet. Dadurch ist die beträchtliche Abduktion der grossen Zehe bedingt. Die entsprechende Gelenkfläche des Cuneiforme primum steht bei Embryonen nicht frontal wie bei dem Erwachsenen, sondern schräg einwärts in einem Winkel von 45° zur Achse gerichtet (Embryo vom Anfang des dritten Monats); bei Embryonon nur wenig älter (40 mm Länge) ist aber die schräge Stellung wieder verschwunden (Lebouc q). Tarsus.

Becken.

Die Anlage des Beckens beginnt mit dem Ende des ersten Monats in dem noch radförmig gekrümmten Embryo. Im Anschluss an das kraniale Ende des Femur entsteht, ohne Zusammenhang mit Wirbelkörpern, die erste Andeutung der Beckenanlage in Form von drei Stäben, die durch eine centrale Masse miteinander verbunden sind: der Ileumstab setzt sich mit der Pars sacralis der Wirbelsäule in Verbindung; der Pubisstab verbindet sich mit demjenigen der anderen Seite, der Ischiumstab wendet sich kaudal (Fig. 161). Noch sind die beiden letzteren nicht vereinigt, das spätere Foramen obturatorium ist also ventral noch offen und erscheint als „Incisura" obturatoria. Der Pubisstab ist nach aufwärts gerichtet und begrenzt eine Incisura cruralis: zwischen dem Ischium und Ileum zeigt sich ein dritter kaudal gerichteter Einschnitt, die Incisura ischiadica. Durch diese drei Einschnitte ziehen Nerven: der Nervus cruralis durch die obere, der Ischiadicus durch die kaudale und der Obturatorius durch die ventrale.

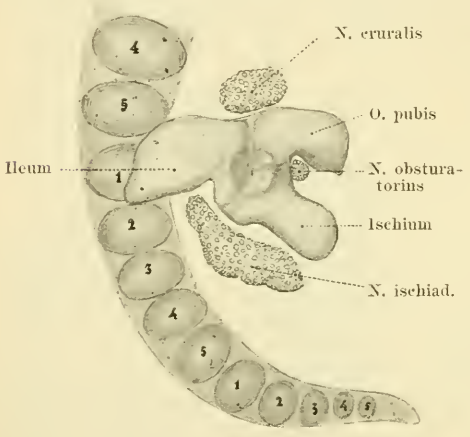


Fig. 161.
Anlage des Beckens. Menschlicher Embryo von 13,6 mm (etwa 5 Wochen alt). 24 mal vergr. Nach Petersen.

Der Winkel, den die Beckenanlage mit der Wirbelsäule bildet, ist anfangs 90°, um später sich zu vergrössern, und so zu einer beträchtlichen Drehung zu führen. Bei Embryonen von 13,6 mm Nackenlänge liegt das Ileum im Bereich dreier Sakralwirbel, durch eine Schichte indifferenter Zellen mit ihnen verbunden. Noch bei 15 mm grossen Embryonen (Scheitelsteisslänge) ist das Becken sagittal gestellt. Bei Embryonen von 18,5 mm Nackenlänge (8. Woche) hat sich die Schamfuge hergestellt, und die Incisura obturatoria ist zu dem Foramen obturatum ergänzt (Fig. 162).

Wanderung.

Die Beckenform von Embryonen von 13,6 mm (Fig. 161) zeigt Übereinstimmung mit derjenigen von Reptilien und mit der embryonalen Beckenform der Vögel. Schon bei den ältesten Reptilien findet sich die Übereinstimmung z. B. bei Brontosaurus excelsus (Marsh). Pubis und Ischium sind anfangs gleich stark entwickelt. Dieses Verhältnis wird bei den verschiedenen Klassen und Familien in der verschiedensten Weise abgeändert, während es bei dem Menschen bestehen bleibt. Mit der Ausbildung erfährt das Becken als Ganzes manche Verschiebungen. Bei dem 13,6 mm langen Embryo liegt es dem 5. Lumbal-, dem 1. und 2. Sakralwirbel an (Fig. 161), aber so, dass der 2. Sakralwirbel nur in geringer Ausdehnung berührt wird. Bei dem Embryo von 18,5 mm ist es kaudal gerückt (Fig. 162), hat die Höhe des 5. Lumbalwirbels verlassen, und steht jetzt im Gebiet des 1.—3. Sakralwirbels. Doch ist dies noch kein definitives Verhalten. Das Becken muss später wieder hinaufrücken. Auf Fig. 161 tangiert das Becken nur den 1. Sakral-

wirbel an seinem kaudalen Rande; mit ihm stellt sich aber später eine feste Verbindung her. Dabei spielt Variabilität jedoch insofern eine Rolle, als das Sakrum des Erwachsenen aus dem 25.—29. Wirbel oder dem 26.—30. bestehen kann. In dem ersteren Fall wird auf dem Wege der Reduktion ein Wirbel an die Kaudalregion der Wirbelsäule abgegeben, während im zweiten umgekehrt ein Kaudalwirbel assimiliert wird. Ist auf die eben beschriebene Art das Os coxae als einheitlicher Knorpel angelegt, dann beginnt:

die Verknöcherung. An dem Ilium tritt diese im dritten Monat auf und zwar perichondral. Später folgen die beiden anderen Abschnitte, an den der Pfanne näher gelegenen Teilen. Bei der Geburt ist noch ein grosser Teil der Peripherie des Darmbeins, dann der Pfannenrand, sowie die ganze untere Begrenzung des Foramen obturatum, vom Tuberculum pubicum bis zum Tuber ischii knorpelig. Am Boden der Pfanne rückt die Ossifikation allmählich von den drei Teilen aus vor, so dass diese in einer dreiteiligen Figur aneinander grenzen. Im 8.—9. Jahr sind Scham- und Sitzbein distal verschmolzen. Erst mit der Pubertät synostosieren die drei Knochen an der Pfanne. In den knorpelig gebliebenen Teilen treten Knochenkerne auf, so im Tuber ischii, im Symphysenende des Schambeins, in der Crista des Darmbeins, in der Spina iliaca anterior inferior; die Verschmelzung dieser Kerne erfolgt erst gegen das 24. Jahr.

Ilium

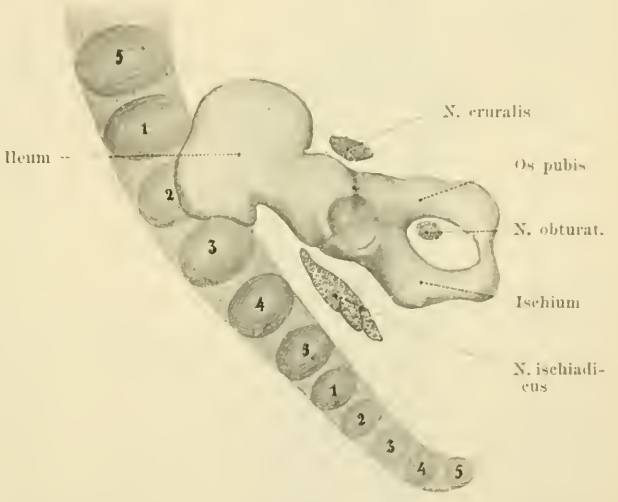


Fig. 162.

Anlage des Beckens. Menschlicher Embryo von 18,5 mm Nackenlänge (etwa 8 Wochen alt). 24 mal vergr. Nach Petersen.

Am knorpeligen Femur beginnt die perichondrale Ossifikation in der 7. Fötalwoche. Am Ende des 7. Fötalmonates sind die beiden Enden, das proximale aus Kopf, Hals und Trochanter major bestehend, noch knorpelig. Die Ossifikation beginnt im distalen Endstück kurz vor der Geburt mit einem Knochenkern, der als Zeichen der Reife des Kindes gilt und setzt sich auf die Kondylen fort. Im ersten Lebensjahr tritt ein Kern im Caput femoris auf. Der Hals verknöchert aber vom Körper aus, indem sich die Ossifikation auf dem medialen Teil des Halses fortsetzt. Im 5. Lebensjahr beginnt der Trochanter major, im 13.—14. der Trochanter minor, jeder mit einem besonderen Kern, zu verknöchern. Die untere Epiphyse verwächst mit der Diaphyse erst zwischen dem 20.—24. Jahr vollständig. Der Trochanter tertius hat keinen selbständigen Ossifikationspunkt.

Die Ossifikation der Tibia beginnt gleichzeitig mit jener des Femur (7. Fötalwoche). Um die Zeit der Geburt erscheint der Knochenkern in der proximalen Epiphyse, im 2. Jahr in der distalen, dennoch verschmilzt diese früher mit der Diaphyse, als die obere.

Die Ossifikation der Fibula beginnt später als die der Tibia. Der untere Epiphysenkern tritt im 2. Jahr auf, der obere jedoch erst vom 3. bis 6. Jahr. Die Verschmelzung der unteren Epiphyse findet früher, als jene der oberen, statt. In diesem Gange erscheint die Unterordnung der Fibula in funktioneller Bedeutung gegenüber der Tibia deutlich ausgeprägt. Auch der verschiedene Wert beider Endstücke ist durch die Zeitfolge in der Verknöcherung angedeutet; denn das untere Ende ist für das Sprunggelenk wichtig, das obere hat keine Gelenkfunktion, es lagert lediglich der Tibia an (Gegenbaur, Lehrbuch).

Die Patella ist im 2. Fötalmonat knorpelig, erhält jedoch ihren Knochenkern erst im 2.—3. Jahr.

Skelett des Fusses. Die Ossifikation des Tarsus beginnt im 6. Fötalmonat mit einem Knochenkern im Calcaneus; bald folgt ein solcher im Talus; das Cuboid erhält den Knochenkern kurz vor der Geburt; doch bleibt der Tuber lange Zeit noch, bis zum 6.—10. Jahr, knorpelig; während des ersten Lebensjahres folgt dann das Cuneiforme 3, dann das Cuneiforme 1, endlich das Cuneiforme 2, so dass im 3. oder 4. Lebensjahre die drei Keilbeine mit Knochenkernen versehen sind. Das Naviculare schliesst sich an, doch sind hierüber die Angaben noch schwankend. Nach englischen Autoren soll es erst im 4. oder 5. Jahre ossifizieren.

Fig. 163.

Skelet des Fusses von einem 3 Jahre alten Knaben. Die Endphalange der kleinen Zehe ist noch ganz knorpelig. Die Mittel- und Endphalange der 4. Zehe haben nur einen kleinen Knochenkern, ebenso die Mittelphalange der 3. Zehe. Nach Toldt.

Die Verknöcherung des Metatarsus findet im allgemeinen nach dem bei dem Handskelett beschriebenen Modus statt, auch bezüglich der zeitlichen Verhältnisse; das Metatarsale 1 verhält sich wie das Metacarpale 1. Die Ossifikation beginnt in der 9. Fötalwoche vom Mittelstück aus, so dass eine Epiphyse der Metatarsalknochen noch knorpelig bleibt. Am Metacarpale der grossen Zehe erhält sich die proximale Epiphyse, an den vier übrigen nur die distale, während ihre proximale vom Mittelstück aus verknöchert. — Die Ursachen, welche die Entstehung besonderer Verknöcherungspunkte bedingen, sind noch wenig aufgeklärt und ebenso fehlt jeder feste Anhaltspunkt, um den Wert zu bestimmen, welcher der Zahl und Lage der Verknöcherungspunkte beizumessen ist. In manchen Fällen besitzen sie eine grosse morphologische Bedeutung, in anderen ist ihre Bedeutung noch völlig unbekannt.

3. Entwickelung der Gelenke.

In der Entwickelung der Gelenke sind zwei Stadien zu trennen: ein Stadium der Anlage, ein Stadium der Ausbildung und Vervollkommnung. Das erste Stadium reicht bis zu dem Auftreten der Gelenkhöhle und damit bis zu der Möglichkeit einer Bewegung. Während derselben entsteht aus der indifferenten Anlage des Knorpelstabes zuerst die spezifische Krümmung der Gelenkenden. Menschliche Embryonen von 2,0 cm Scheitelsteisslänge (8.—9. Woche). Dann erscheint eine Gelenkhöhle, ebenso die Anlage der sämtlichen Hülfsapparate (Menisken, Kapsel, Bänder; menschliche Embryonen von 4,5 cm (= 16. Woche). Die Krümmung der Gelenkflächen erfolgt ontogenetisch ohne jede Einwirkung der Muskeln. Die so entstandene Form ist ererbt.

Das zweite Stadium schliesst die Vervollkommnung des Gelenkes in sich, wobei die Muskelthätigkeit ihre Rolle beginnt und sie in der postembryonalen Periode und selbst in pathologischen Fällen fortführt[1]).

4. Unterschiede zwischen Arm und Bein.

Homologie. Die Anlagen von Arm und Bein sind nicht völlig übereinstimmend. Die Unterschiede des Greiforganes und des Stützorganes kommen bei dem Embryo, wie in der ganzen Reihe der Stapedifera, deutlich zum Ausdruck. Wo die differenten Formen auch etwas verschleiert sind, sie sind bei genauerer Betrachtung doch unverkennbar. Eine volle Übereinstimmung besteht nicht einmal bei den Fischen. Bei der Vergleichung der Gliedmassen ein und desselben Wirbeltieres kann deshalb streng genommen nur von einer Homodynamie die Rede sein, d. h. von einem gleichartigen Bau, niemals von einer Homologie, d. h. nie von einer völligen Übereinstimmung der Teile. Haeckel hat die Bedeutung der Ausdrücke Homodynamie und Homologie nach dem Vorgang von Bronn scharf auseinandergehalten. Die Übereinstimmung z. B. der vorderen Extremität und ihrer einzelnen Abschnitte durch alle Wirbeltierklassen hindurch, ob Flossen, Flügel, Grab-Apparate, Gehfüsse oder Arme, zeigt sich als eine Verwandtschaft auf Grund gleicher Anlage als Homologie; die vorderen und hinteren Gliedmassen eines und desselben Wirbeltieres sind aber so verschieden, dass man nur noch von einem gleichsinnigen Bau, von Homodynamie reden kann. In diesem Sinne spricht auch die ganze Entwickelung. Einzelnheiten bezüglich der Form sind schon erwähnt worden. Andere Zeichen liegen in der Stellung der Extremitäten. Sie sind in verschiedenem Sinne gedreht. Die Drehung beginnt schon früh. Embryonen von 11 mm zeigen

Homodynamie.

[1]) Bernays, A., Morph. Jahrb. Bd. 4. 1878. Tornier, Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 1. 1894—1895.

schon den Beginn der Rotation des späteren Ellbogens nach hinten und den der späteren Kniescheibe nach vorn. Die Teile als solche sind freilich noch nicht entwickelt vorhanden, aber die Stellen, wo sie auftreten werden, sind durch die Form der Gliedmassen unverkennbar markiert und daraus lässt sich entnehmen, dass der Ellbogen schon jetzt nach rückwärts und das Knie nach vorwärts rückt. Daraus folgen Änderungen im Verlauf der Muskeln, Gefässe und Nerven, worüber später berichtet werden soll.

Am Fuss ist die zweite Zehe länger, an der Hand der dritte Finger. Auch diese Unterschiede sind sehr früh erkennbar. Während an der Hand die angegebene Regel unbedingte Gültigkeit hat, ist dies am Fuss nicht der Fall, wo beim Erwachsenen in 30 % die erste Zehe länger wird. Darin liegt wohl eine Rassenverschiedenheit, die sich erst von der Kindheit an ausprägt.

Hyperdaktylie.

Hyperdaktylie. Sie besteht in der Vermehrung der Zahl der Finger und Zehen. Wie zwei Daumen oder zwei kleine Finger an der Hand vorkommen können, so kann auch am Fuss die Zahl der Strahlen (= Zehen) auf sechs und selbst auf sieben steigen. Oft nehmen auch Mittelhand- und Mittelfussknochen an der Vermehrung teil, wobei diese abnorm auftretenden Gebilde mit Muskeln und Nerven und Gefässen versehen sein können. Es stehen sich zwei Erklärungen dieser seltsamen Erscheinung gegenüber. Die eine verweist die überzähligen Strahlen in das Gebiet der pathologischen Erscheinungen, vor allem in das der partiellen Doppelbildungen, die andere schreibt ihnen atavistische Bedeutung zu. Nach der letzteren Auffassung würde die Hyperdaktylie auf Vorfahren mit mehr als fünf Strahlen hinweisen. Nachdem aber weder die Zoologie noch die Paläontologie der pentadaktylen Wirbeltiere bis jetzt Formen mit mehr als fünf ausgebildeten und funktionierenden Strahlen gefunden hat, kann man nur an einen Rückschlag auf die Klasse der Fische denken. Das wäre vom Standpunkt der Descendenz der Wirbeltiere aus nicht ungereimt. Kommen doch auch Wirbel, Rippen, Kiemenbogen und Kiemenspalten während der Entwickelung, wenn auch in veränderter Form, wieder zum Vorschein. So könnten auch einzelne Randstrahlen, welche bei der Umwandlung der Fischflosse in die Gliedmasse der pentadaktylen Wirbeltiere als Rudimente verborgen blieben, unter bestimmten uns unbekannten Einflüssen in Form von Fingern und Zehen wieder auftauchen.

Trotz grosser Anstrengungen sind noch immer die Beweise für die letztere Interpretation lückenhaft, weil es zur Zeit noch unbekannt ist, auf welche Weise die Fischflosse in die pentadaktyle Hand der Wirbeltiere allmählich umgeändert wurde. Dieser Vorgang stellt eine Kluft dar, die noch nicht ausgefüllt ist. Carpalelemente sind zwar in letzter Zeit in grosser Zahl, wie oben bemerkt, aufgefunden worden, um die Reduktion der Strahlen und der Strahlenglieder einer Fischflosse in eine fünffingerige Gliedmasse zu verstehen, allein die Angaben hierüber enthalten noch allzuviel Hypothetisches. Wir kennen noch

nicht die Fischflosse und nicht den Fisch, von dem aus die Umwandlung ihren Anfang genommen hat.

5. Herkunft der fünfstrahligen Extremitäten der Wirbeltiere und des Menschen.

Die Frage, auf welche Weise aus der Brust- und Bauchflosse der Fische die fünfstrahligen Extremitäten der höheren Wirbeltiere entstanden seien, beschäftigt die Embryologie seit Jahren. Auf Grund weitgehender Untersuchungen wird angenommen, dass in der formenreichen Gruppe der Ur-Selachier derjenige Fisch zu suchen sei, den die Natur einst durch verschiedene Zwischenstufen auf die Höhe eines Urmolches gehoben habe, wobei allmählich aus den Knorpelstrahlen der Flossen — Extremitätenknorpel, aus den Flossenmuskeln — Extremitätenmuskeln, aus den Blutgefässen — Arterien des Armes und Beines und aus den Nerven der Flossen die Plexusnerven und ihre Verteilung hervorgegangen seien. Berücksichtigt man die Muskeln, unter deren Einfluss das Skelett sich umbildet, so ist es nach allen obigen Ausführungen unzweifelhaft, dass die Myotome dabei in erster Linie in Betracht kommen. Allein weder die Zahl der Finger, noch die Zahl der Zehen decken sich mit denjenigen der Myotome.

An der Bildung der vorderen Extremität nehmen erwiesenermassen sechs Myotome teil, und ebenso viel an derjenigen der hinteren Extremität. Schon darin liegt eine Schwierigkeit, welche zunächst nicht zu beseitigen ist. Noch viel schwerer fällt der Umstand ins Gewicht, dass wir die Art der Reduktion nicht kennen, welche aus den vielen Knorpelstrahlen der Flosse und den entsprechenden Myotomknospen eine pentadaktyle Hand hervorgerufen hat. Die bisher untersuchten Flossen enthalten zwar die Bausteine für eine weitere Entwickelung: Teile, aus denen man ohne Schwierigkeit annehmen darf, dass sie zur Herstellung von Fingern verwendet werden konnten, aber alle Anstrengungen, den Weg zu finden, auf dem sich diese Umwandlungen vollzogen, sind bisher fruchtlos gewesen.

Litteratur: Balfour, Vergl. Embryologie a. a. O. — Wiedersheim, Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere. Jena 1892. — Pfitzner, G., Extremitätenskelett in: Morph. Arb., herausgeg. von Schwalbe. Bd. 1. 1892. Bd. 4. — Thilenius, G., Ebenda. Bd. 5. — Bardeleben, C. v., Anat. Anz. 1894. — Eine kritische Sichtung der Angaben siehe bei Gegenbaur, Morph. Jahrb. Bd. 22. 1894. — Rambaud et Renault, Origine et développement des os. Paris 1864. — Henke und Reyher, Wiener Sitzungsber. Akad Wiss. 70. Bd. 1874. Mit 4 Taf. — Rosenberg, Morph. Jahrb. Bd. 1. 1876. — Lebouc q, Arch. de Biol. Tom. 5. 1884. — Derselbe, Anat. Anz. 1888. — Petersen, Arch. f. Anat. 1893.

II. Entwickelung des Muskelsystems.

Allgemeines.

Die Herkunft der Skelettmuskeln und der Visceralmuskeln ist eine verschiedene. Die Skelettmuskeln entstehen aus den Myotomen, die als eine scharf charakterisierte Reihe von Organen zu beiden Seiten des

Neuralrohres in der Stammzone liegen. Die Myotome gehen ihrerseits aus den Urwirbeln hervor. Die Visceralmuskeln stammen dagegen aus dem unsegmentierten Mesoderm. Das viscerale Blatt des Mesoderm spielt in dieser Hinsicht eine hervorragende Rolle. Die Visceralmuskeln können quer gestreift sein, wie jene des Herzens, oder glatt wie jene des Darmrohres.

Skelettmuskeln. Die Entwickelung der Skelettmuskeln geschieht unter der Erscheinung der Wanderung, der Schichtung und Teilung der in dem Myotom enthaltenen Zellen. Die Wanderung des Myotomes ist direkt nachweisbar. Das dorsale Feld des Myotomes bleibt in der Stammzone, das ventrale Feld rückt allmählich in dem parietalen Blatt des Mesoderm bis zur vorderen Mittellinie. Jedes Myotom stellt auf diese Weise einen abgegrenzten Teil des Seitenrumpfmuskels dar, den die vergleichende Anatomie bei den niederen Wirbeltieren festgestellt hat. Die Myotome breiten sich symmetrisch zu beiden Seiten in der Körperwand aus, anfangs getrennt von den Myosepten, welche gleichzeitig zum Ursprung wie zum Ansatz von Muskelfasern und Muskelbündeln eines und desselben Myotomes später verwendet werden. Die Interkostalmuskeln der höheren Tiere und des Menschen lassen noch deutlich dieses Verhalten erkennen. Die Myosepten wachsen mit den Myotomen aus der Stammzone in die Parietalzone hinein und in ihr bis zur vorderen Mittellinie. Bei den Salamandrinen bleiben am gestreckten Rumpf die Myotome noch in ursprünglicher Lage; sie sind durch Myosepten in Muskelsegmente gegliedert, welche das Aussehen von Halbringen besitzen. Bei den Fröschen sind dagegen schon beträchtliche Abänderungen eingetreten. — Die Wanderung der Myotome erfolgt nicht nur in dorso-ventraler Richtung, sondern nach allen Seiten. So breiten sich Myotome des Halses über grosse Flächen des Oberkörpers aus und wachsen in die Extremitäten hinein wie die Pectorales, der Trapezius, Biceps und Triceps u. s. w., welche sämtlich von Halsmyotomen abstammen. Das Derivat eines Halsmyotomes kann bis in die Hand, dasjenige eines lumbalen Myotomes bis in den Fuss gelangen.

Wanderung.

Muskelwanderung dauert noch während des fötalen Zustandes fort. Die Interossei externi von Hand und Fuss sind dafür Belege. Sie sind in ihrer ersten Anlage plantare und vierköpfige Muskeln. Erst während der fötalen Entwickelung erhalten sie die späteren Charaktere. Abnorme Einköpfigkeit des M. interosseus ext. I und II ist ein embryonaler Zustand (Ruge, Morph. Jahrb. Bd. 4. 1878.)

Eine durchgreifende Gliederung der Skelettmuskeln wird ferner erreicht durch die Querteilung eines jeden Myotoms in ein dorsales und ein ventrales Muskelfeld. Das trennende Mesenchym wird später als tiefes Blatt der Fascia lumbo-dorsalis bezeichnet. Das dorsale Feld der Myotome bildet sich zur dorsalen Masse des Seitenrumpfmuskels um, welche die menschliche Anatomie als dorsale Stammesmuskulatur

bezeichnet (Fig. 164). Sie wird samt der entsprechenden Haut von den dorsalen Stämmen der Myotomnerven versorgt. Das ventrale Feld der Myotome liefert die ventrale Masse des Seitenrumpfmuskels; sie umschliesst die Leibeshöhle. Am Thorax hat sie interkostale Lage und stellt überdies die umfangreiche Muskulatur der Extremitäten her. Auch die der ventralen Fläche der Wirbelkörper anliegenden Muskeln gehören hierher. Alle Muskeln, welche von diesem ventralen Feld der Myotome abstammen, werden von den ventralen Stämmen der Myotomnerven versorgt. Die menschliche Anatomie nennt dieses Feld nach der Vollendung deshalb ventrale Stammesmuskulatur (Fig. 164). — Durch Schichtung der Muskelbündel, welche aus einem Myotom hervorgehen, entstehen

Schichtung.

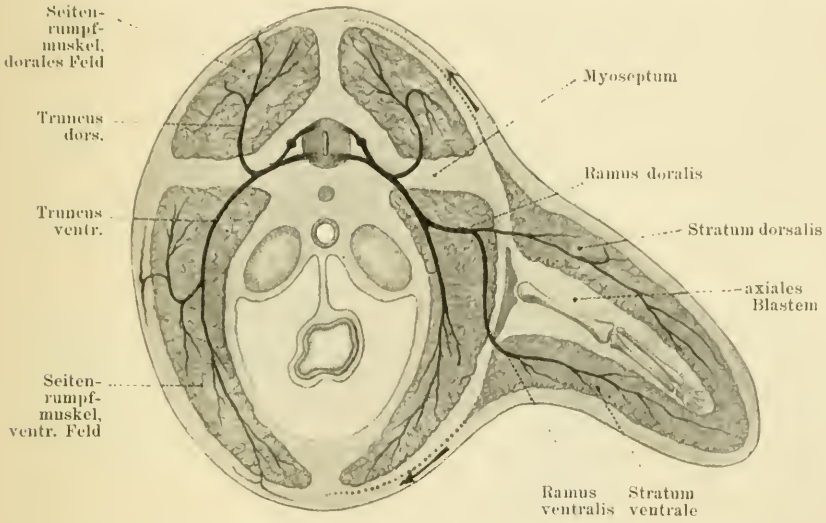


Fig. 164.

Rumpfsegment des Menschenembryo mit einem Nervenpaar und der Anlage der Extremitätenmuskulatur. 6. Woche. Schematisch.

Muskelschichten. Diese Schichten trennt Bindegewebe, das später als intermuskuläres Bindegewebe bemerkbar wird und auch Muskelscheiden darstellt. Die Befestigung an den Wirbeln und den Knochen überhaupt geschieht in früher embryonaler Zeit, wobei die Muskeln den Verschiebungen des Skelettes folgen. Die Entstehung aus Myotomen, ihre Verbindung mit den Knochen, ihre Schichtung und Wanderung ist an den tiefen Rückenmuskeln noch direkt erkennbar. Langgestreckte Muskeln entstehen entweder bei Längs- oder bei Querteilung, sofern die dadurch getrennten Portionen sich beträchtlich verlängern. Jeder dieser langen Muskeln kann dann wiederholt in mehrere Abschnitte zerfallen. Solche Muskeln, die Derivate einer bestimmten Portion werden von demselben Nerven versorgt. Nach der allgemein gültigen Regel, dass das Myotom das Endorgan der motorischen Wurzel des dazu-

Längs- und Querteilung.

gehörigen Neurotomes ist, werden alle Muskeln, welche aus einem Myotom hervorgehen, von dem gleichen Nervenstamm versorgt. Die Herkunft eines Muskels lässt sich also mittelst seines Nerven feststellen.

Verwachsung.

Die Derivate benachbarter Myotome können miteinander verwachsen. Muskeln können also aus den Derivaten mehrerer Myotome zusammengesetzt sein. Jedes Derivat nimmt einen Zweig des entsprechenden Neurotomes mit sich. Die aus mehrfachen Myotomen entstandenen Muskeln empfangen deshalb Nerven aus mehreren Neurotomen. Sie heissen diplomer, wenn sie aus zwei —, polymer, wenn sie aus mehreren Myotomen hervorgegangen sind. Die Verbindung zwischen dem Myotom und dem entsprechenden Nerven ist nicht ursprünglich durch die Anlagerung der beiden Teile gegeben. Die Nervenfortsätze wachsen vom Medullarrohr aus in die Myotome hinein (His). Der Verschiebung und der Wanderung der Muskeln ist eine bestimmte Grenze gesetzt durch die Befestigung an dem Skelett. Muskeln, die einmal ihre Insertion gewonnen, können sich nicht mehr zwischen die Muskeln aus anderen Myotomen hineinschieben, denn die Aufeinanderfolge der Myotome am Ursprung — in der Stammzone — bleibt erhalten.

Diplomere, polymere Muskeln.

Die allgemeinen Regeln, welche oben aufgeführt wurden, sind zu einem ansehnlichen Teil Ergebnisse der menschlichen und der vergleichenden Myologie. Die Thatsachen über die Innervation eines Muskels sind dabei von entscheidender Bedeutung, weil die Herkunft des Nerven gleichzeitig die Herkunft des Myotomes aufdeckt. Der Nerv zeigt überdies den Weg an, den das Myotom von der Stammzone bis an die Peripherie zurückgelegt hat[1]).

a) Muskeln des Stammes.

1. Entwickelung der dorsalen Stammesmuskulatur.

Die Muskeln, welche aus den dorsalen Feldern der Myotome hervorgehen, erstrecken sich vom Becken bis zum Hinterhaupt. Ihre ventrale Grenze ist die Seitenlinie und das tiefe Blatt der Fascia lumbodorsalis. In der vergleichenden Anatomie sind sie bekannt als dorsale Masse des Seitenrumpfmuskels, in der menschlichen Anatomie als „lange Rückenmuskeln". Diese dorsalen Muskelmassen empfangen ihre Nerven aus dem Truncus dorsalis der betreffenden Nervus spinalis (Fig. 165). An dieser Muskelmasse ist eine ansehnliche Schichtung in dem ent-

---

[1]) Die Erkenntnis, dass der Muskel das Endorgan der Nerven sei, wurde vorbereitet durch Kleinenbergs Neuromuskeltheorie, in: Hydra, Leipzig 1872. Haeckel, E. v. Beneden, Ranvier, Gegenbaur (in seinem Lehrbuch der Anatomie des Menschen. S. 300. 1883) u. A. schlossen sich an. Für die Morphologie des Muskels vergleiche besonders: Fürbringer, Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam 1888. Ruge, Morph. Jahrb. Bdd. 11, 12, 18—20. Für das Hineinwachsen der motorischen Nerven in die Myotome: His, Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 13. 1886. — Burckhardt, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 34. 1889. Lenhossék, v., Der feinere Bau des Nervensystems. 2. Aufl. Berlin 1896.

wickelten Zustand bemerkbar: die einzelnen Schichten unterscheidet die systematische Anatomie als Rotatores longi, breves, als Multifidi, Spinales, Semispinales u. s. w. An den kaudalen Urwirbeln werden ebenfalls Myotome angelegt, welche sich jedoch bei dem Menschen bedeutend zurückbilden. Nur der Extensor coccygis findet sich als dünne Schichte auf der hinteren Fläche der Kaudalwirbel. Bei den Tieren entstehen dagegen auf den Kaudalwirbeln komplizierte Muskelschichten. — Die dorsalen Felder der ersten Rumpfmyotome erhalten im Vergleich zu den letzten eine bedeutende Entwickelung. Das zweite Halsmyotom liefert den Splenius capitis et colli, den der zweite Cervikalnerv, der Occipitalis magnus, innerviert, ebenso die Kopfportion des M. longis-

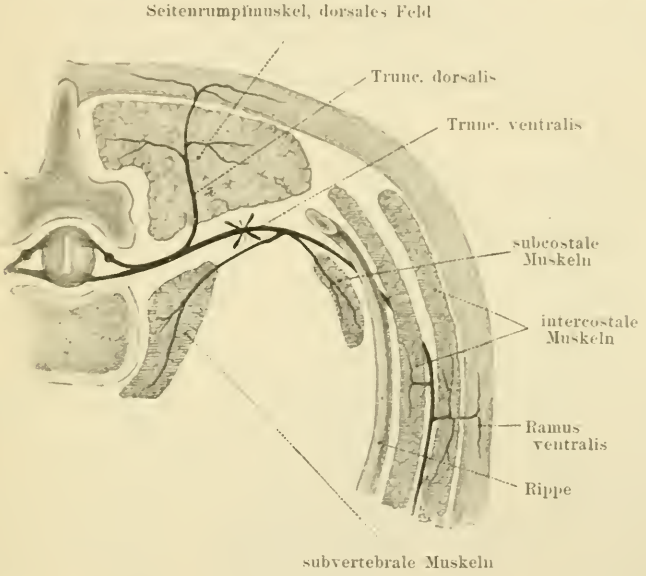


Fig. 165.

Hälfte eines Rumpfsegmentes; die Schichtung und Wanderung der Muskeln bei einem menschlichen Embryo der 8. Woche. Schematisch.

simus, die als Trachelomastoideus bekannt ist und den M. semispinalis capitis. Aus dem ersten Halsmyotom (dorsales Feld) gehen die kurzen Muskeln zwischen Hinterhaupt und dem ersten Halswirbel hervor: Mm. recti capitis major, minor, lateralis und die beiden Mm. obliqui. Die ganze Muskelgruppe wird vom hintern Zweig des ersten Halsnerven, dem Nervus suboccipitalis versorgt. Noch bei den Reptilien ist sie eine gemeinsame Muskelmasse, welche ebenfalls der erste Halsnerv versorgt.

2. Entwickelung der ventralen Stammesmuskulatur.

Zur ventralen Stammesmuskulatur gehören jene Derivate der Myotome, welche ventral von der Seitenlinie die Bauchhöhle umschliessen

und jene, welche der ventralen Fläche der Wirbelkörper anliegen. Sie empfangen ihre Nerven von den ventralen Stämmen der Nervi spinales (Fig. 164). Die Fig. 165 zeigt die vom Truncus ventralis versorgte und von den ventralen Feldern der Myotome abstammenden Muskulatur des Rumpfes, welche durch Schichtung und Wanderung so auffallende Lage erfahren hat. Die Interkostalmuskeln sind in der Fig. 165 gleichzeitig auch Beispiele für die Entstehung der Bauchmuskeln. Als subkostaler Muskel erscheint medial von der Rippe eine vom Truncus ventralis innervierte Portion, sie repräsentiert den Transversus thoracis und den Transversus abdominis. Endlich sind Teile der Myotome, welche dem ventralen Felde entstammen, bis an die Wirbelkörper herangewachsen; die Anatomie bezeichnet sie als subvertebrale Muskeln. Die in der Fig. 165 angegebenen Portion repräsentiert alle identisch angeordneten Muskeln vom Longus colli und Longus capitis bis zu dem Psoas, dem Flexor caudae und dem Levator ani.

3. Muskeln des Kopfes, der Augen- und der Trommelhöhle.

Die Muskeln des Kopfes, der Augen- und Trommelhöhle entstehen in dem Mesoderm des Kopfes. Dort tauchen Gebilde auf, welche als prootische und als postotische Somite entweder in der Form von Myotomen oder in der Form von Kopfhöhlen bekannt sind. Die Prootischen treten in der Form von Kopfhöhlen auf. Sie liegen vor dem Labyrinthbläschen und sind dadurch auffallend, dass sie eine Höhle umschliessen, grösser als die der Rumpfmyotome. Sie sind vorerst nur bei Eidechsen und Schwimmvögeln und von diesen Formen an abwärts im Tierreich bekannt. In den embryonalen Kiemenbogen kommen Höhlen vor, welche Teile von Myotomen entsprechen. Sie sind in Fig. 166 auf einer frühen Entwickelungsstufe abgebildet, von einem Knorpelfisch, einem klassischen Objekt für solche Untersuchungen.

In jedem Kiemenbogen befindet sich eine spaltförmige Höhle, welche mit einem vollständigen Epithel von platten Zellen ausgekleidet ist. Die Zellen dieser „Kopfhöhlen" tingieren sich sehr stark, sind regelmässig angeordnet und auffallend verschieden von den spindel- oder sternförmigen Zellen des umgebenden Mesoderm. Sie wandeln sich in Muskelfasern um und liefern Kiemenmuskeln oder, wie die vordersten, auch Muskeln für das Auge. Dann verschwinden die Kopfhöhlen. Sie werden meist als ventrale Felder von Myotomen gedeutet; die dorsalen Felder sind, wie vorausgesetzt wird, in dem Mesoderm des Kopfes wegen der grossen Ausdehnung der Hirnkapsel untergegangen, denn eine dorsale Muskulatur wurde an der festen und unbeweglichen Hirnkapsel überflüssig. Mit der Umwandlung der Kiemenbogen in Teile des Visceralskelettes der höheren Wirbelklassen wie z. B. in den Unterkiefer, das Zungenbein, den Kehlkopf u. s. w. sind auch die ventralen

Felder der Myotome in dem Dienst dieser neuen Erwerbungen verwendet worden.

Von den neun „Kopfmyotomen“ der Selachier liegen mehrere im Vorderkopf[1]), die übrigen im Hinterkopf[2]) (van Wijhe), und zwar: vier proximale, vor dem Gehörbläschen (prootische) und fünf distale, hinter dem Gehörbläschen (postotische). Das sechste Myotom, vom Gehörbläschen an gerechnet, ist das erste Rumpfmyotom (Rabl)[3]).

Von den prootischen Kopfhöhlen sind auch einige bei höheren Wirbeltierklassen und zwar bei Reptilien und Vögeln aufgefunden wor-

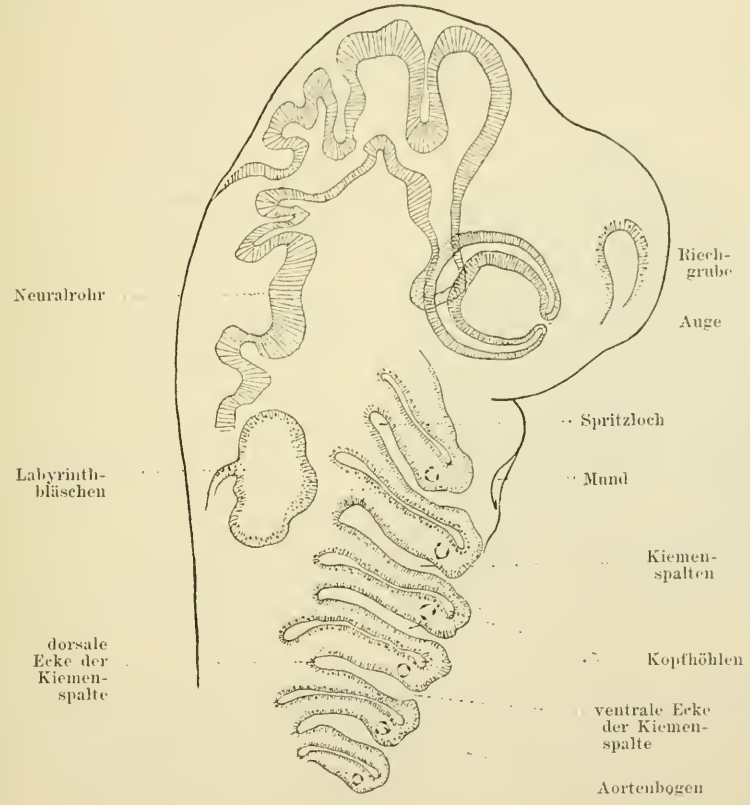


Fig. 166.

Schnitt durch den Kopf eines Haifischembryo (Pristiurus mel.) mit 5 Kiemenspalten. Auge, Labyrinthbläschen und Kiemenbogen sind getroffen. Kombinierte Zeichnung.

den. Die Fig. 167 stellt eine solche Kopfhöhle von einer Eidechse dar, welche Augenmuskeln zur Anlage dient. Bei den Säugetieren und dem Menschen sind noch keine verwandten Gebilde gefunden worden, doch

1) prächordal, wo sich keine Chorda mehr befindet. — 2) chordal, im Bereich der Chorda, welche am Türkensattel endigt. — 3) Neue Belege für die Metamerie des Kopfes durch Urwirbel bei v. Kupffer, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 35. 1890, und: Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Kranioten. München. 3. Heft. 1895.

ist die Hoffnung berechtigt, dass trotz cänogenetischer Prozesse noch einzelne Spuren erhalten sind. Mit Eifer wird danach gesucht, weil alle diese Höhlen und selbst die geringsten Spuren von Bedeutung sind für die Kephalogenesis, für die Lehre von der Entstehung des Kopfes. Die postotischen Myotome (Fig. 169) zeigen folgende Eigenschaften: das erste ist sehr klein, die folgenden nehmen an Grösse zu und jedes sendet einen ventralen Fortsatz aus. Diese Fortsätze legen sich aneinander und liefern die Muskulatur der Zunge, die vom Hypoglossus innerviert wird. Was aus den dorsalen viereckigen Massen dieser Myotome hergestellt wird, ist noch unaufgeklärt. Vielleicht liefern sie lediglich Sklerotome für den Aufbau des Occiput. Auf Grund der erwähnten embryologischen Erfahrungen, der vergleichenden Muskellehre und der Regeln über den Zusammenhang von Nerv und Muskel sind folgende Angaben nach dem jetzigen Standpunkt unserer Kenntnisse gestattet. Die vom Oculimotorius versorgten Muskeln: Rectus superior, internus und inferior und Levator palpebrarum stammen aus der ersten (prächordalen) prootischen Kopfhöhle (Fig. 167) (Balfour, Marshall), der Obliquus superior von einer zweiten, der Rectus externus von einer dritten Kopfhöhle.

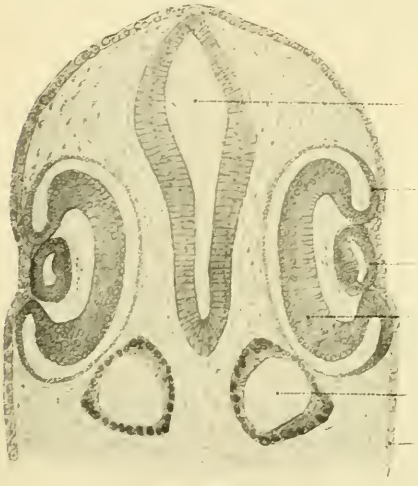


Fig. 167.
I. Kopfhöhle. Prächordaler Teil des Schädels. Lacerta viridis von 28 Urwirbeln. Nach einem Präparat von Corning. 100 mal vergr. Die Details bei stärkerer Vergrösserung eingezeichnet.

Der Rectus externus entsteht bei Vögeln und Säugetieren im Mesoderm, doch kann wohl kein Zweifel sein, dass er dem gleichnamigen, aus dem Epithel der III. Kopfhöhle entstandenen Muskel homolog ist (v. Wijhe, Zool. Anz. 1886).

Die vierte Kopfhöhle liefert die Kaumuskeln, den Tensor tympani und Tensor veli palatini. Die Versorgung durch die Portio dura des N. trigeminus giebt hierüber Gewissheit. Bei niederen Tieren besteht diese Muskulatur noch aus einem einheitlichen Muskel, der sich allmählich in mehrere Portionen von verschiedener Wirkung sondert[1]):

[1]) Bei dem Vogel direkt beobachtet: Kassander, Mitteil. d. embryol. Inst. Wien 1885. Beim Schwein: Reuter, Anat. Hefte von Merkel und Bonnet. Bd. 7. 1896.

in den Musculus temporalis, Masseter, Pterygoideus internus und externus (Fig. 168).

Spuren des primitiven Zustandes zeigen sich in manchen Verbindungen der gesonderten Muskeln untereinander. Nach dem Zusammenhang mit dem III. Ast des Trigeminus sind als Derivate des vierten Kopfhöhle auch der M. mylohyoideus und der vordere Bauch des Digastricus maxillae inferioris anzusehen.

Die gesamte Muskulatur des Gesichtes: das Platysma, der M. stapedius, der Levator veli palatini und Azygos uvulae, die dem Nervus facialis zugehört, geht aus einem Myotom hervor, dessen Nerv der Facialis ist. Es liegt in dem Hyoidbogen des Embryo und liefert einen Teil des Hyoid, den Processus styloideus, den Steigbügel, das Ligamentum stylohyoideum, den M. stylohyoideus und den hinteren Biventerbauch des Erwachsenen, ferner die kleinen Muskeln des Ohres und wohl den ganzen Epicranius[1]).

Haut des Halses.

Der Hyoidbogen liefert auch noch die Haut des vorderen Halsdreiecks. Bei menschlichen Embryonen von 19 mm Nacken-Steisslänge ist das Platysma hauptsächlich im Bereich des früheren Hyoidbogens entwickelt und erstreckt sich proximalwärts kaum über den Unterkieferrand hinaus. Von einer mimischen Muskulatur ist noch nichts zu sehen. Im Gesicht existieren bei dem zweimonatlichen menschlichen Embryo noch keine subcutanen Muskeln und keine Facialisäste, obgleich die Zweige des Trigeminus schon entwickelt sind[2]). Die mimischen Muskeln sind erst eine spätere Differenzierung aus der Anlage des Platysma.

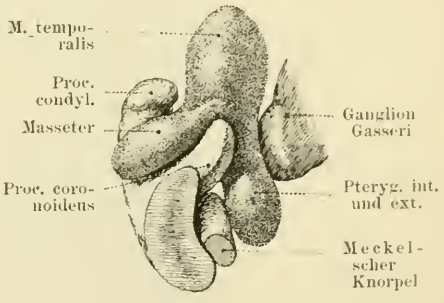


Fig. 168.

Kaumuskulatur, in der Sonderung begriffen. Rekonstruktion. Schweinsembryo von 18 mm Nacken-Steisslänge. Nach Reuter.

Die Muskulatur der Zunge entsteht bei Selachiern, Teleostiern und Reptilien aus ventralen Fortsätzen der fünf postotischen Myotome, welche im chordalen Teil des Kopfes liegen: sie ziehen sich zu einem länglichen Strang aus, der medianwärts von den Kiemenbogen nach vorn zieht. Im weiteren Verlauf setzt sich der gemeinsame Strang an das Hyoid fest. Für die Säuger und den Menschen fehlt noch der Nachweis des nämlichen Verhaltens, allein die Anatomie des Nervus hypoglossus, der nach dem Typus eines Spinalnerven gebaut ist und die Zungenmuskulatur versorgt, spricht nach dem Gesetz der Zusammengehörigkeit von Nerv und Muskel für gleiche Abstammung der Zungenmuskulatur[3]).

[1]) Ruge, Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten. Leipzig 1887. Morph. Jahrb. Bd. 11. 1886 Bd 12. 1887. — [2]) Rabl, Anat. Anz. Bd. 2. 1887. Popowsky. Morph. Jahrb. Bd. 23. 1895. — [3]) van Bemmelen, Anat. Anz. Bd. 4. Harrison, John Hopkins University Circular. May 1894. Nr. 3. Corning, Anat. Anz. Verhandl 1895. Rex, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. 1897. Holl, Zeitschr. f. Anat. Bd. 2.

Die Myotome, welche zu dem Nervus accessorius gehören, sind genetisch als Rumpfmyotome aufzufassen, denn der Austritt dieses Nerven aus dem Cranium ist kein primitiver, sondern ein sekundär erworbener Zustand.

Entgegen der systematischen Darstellung der menschlichen Anatomie sind die Zungenmuskeln bei der Muskulatur des Kopfes abgehandelt; ihre Versorgung durch Kopfnerven rechtfertigt dieses Verfahren. In dem Streit für oder gegen die Existenz der Metamerie des Kopfes ist der Nachweis von grossem Wert, dass bei drei Wirbeltierklassen mehrere Myotome (fünf) an der Herstellung der Zungenmuskulatur beteiligt sind. Dieser Nachweis ist

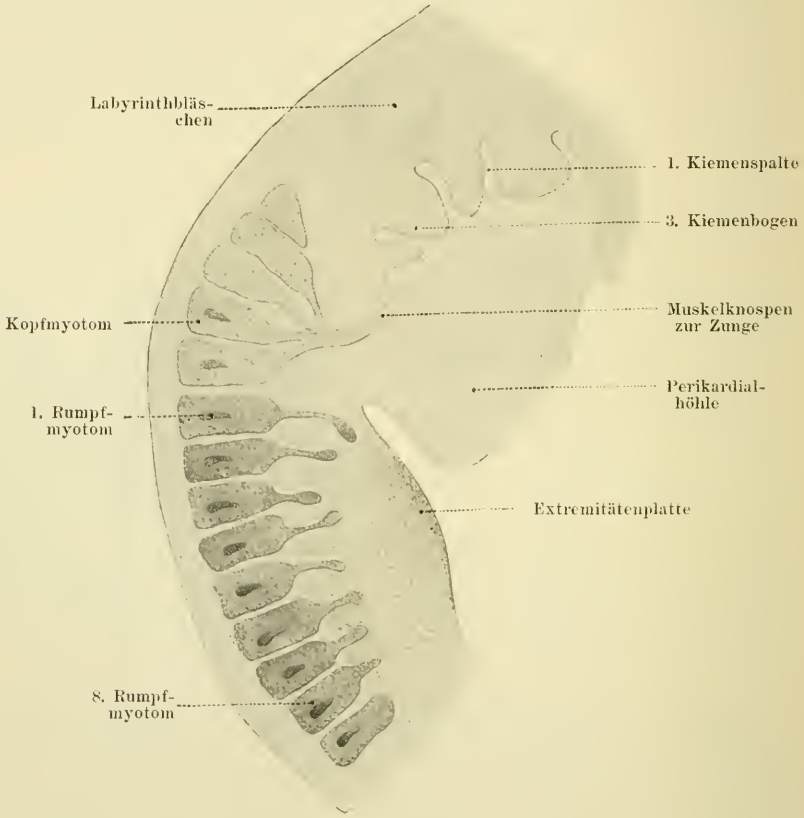


Fig. 169.

Embryo; Lacerta viridis. Kombiniertes Bild. 60 mal vergr. Nach Corning.

überdies wichtig für die Auffassung der Kiemenbogen. Die vor den postotischen Myotomen liegenden Kiemenbogenhöhlen gehören wohl ventralen Myotomfeldern an. Die Übereinstimmung der Ergebnisse, zu denen van Bemmelen Harrison und Corning gelangt sind, bezüglich der Herstellung der Zungenmuskulatur aus fünf Muskelknospen von fünf verschiedenen Myotomen, wird noch verstärkt durch die nämliche Angabe Molliers[1]), der ebenfalls an Reptilien untersucht hat. Bei den Reptilien bilden sich, soviel bis jetzt bekannt ist, drei Höhlen in dem Vorderkopf aus; sie entsprechen wohl den drei ersten

[1]) Sitzungsber. der Ges. f. Morphol. und Physiol. in München 1894.

Kopfhöhlen[1]) der Selachier. — Eine Bestätigung der Deutung der Kopfhöhlen als Myotomreste liefern die Beobachtungen am Neunauge (Fig. 66, S. 121). Der Embryo entwickelt Myotome in dem Kopfe, die sich durch sekundäre Einfaltung von dem Entoderm aus abschnüren, wie bei dem Amphioxus, bei Reptilien und Vögeln.

4. Entwickelung der Halsmuskeln.

Die Halsmuskeln entwickeln sich aus den acht Halsmyotomen: sie gehören in die Kategorie der Rumpfmyotome, deren Bau im allgemeinen Teil ausführlich beschrieben wurde. Die Betrachtung erstreckt sich hier lediglich auf das ventrale Feld der Myotome, das dorsale wird gemeinschaftlich mit den dorsalen Partien der übrigen Rumpfmyotome abgehandelt werden. Aus den ventralen Feldern der vier ersten Halsmyotome gehen hervor:

1. Die distalen Portionen des Sternocleidomastoideus und Trapezius, welche von oberen Halsnerven versorgt werden. Der Verlauf des ersteren zieht von der Anlage des äusseren Gehörganges zur hinteren Wand des Sinus praecervicalis. Die Beziehung des Nervus accessorius zu ventralen Muskeln (Kopfnicker und Trapezmuskel) erklärt sich aus der Stammesgeschichte. Bei den Fischen haben die Homologa unserer Muskeln engere Beziehungen zu dem Kopf, die sie selbst bei den Säugern und den Menschen noch nicht verloren haben.

2. Die oberen Abschnitte des Longus colli und capitis, der Scaleni, ebenso die Intertransversarii anteriores, soweit sie von oberen Cervikalnerven versorgt werden. Diese Muskeln, namentlich die letzteren, befinden sich noch in ursprünglicher Lage. Andere Derivate des dritten und vierten Halsmyotoms sind aber bis in die Bauchhöhle mit den dazu gehörenden ventralen Nervenästen (vom dritten und vierten Neurotom) hinabgelangt, nämlich die Muskulatur des Zwerchfells. Der Weg, den die Derivate des dritten und vierten Halsmyotomes nehmen, wird durch den Verlauf der Nervi phrenici angegeben. Die erste Anlage des Zwerchfelles findet sich bei dem menschlichen Embryo der dritten Woche in gleicher Höhe mit dem des vierten Halsmyotomes (Fig. 128, S. 211). Thorakale Myotome werden, wie es scheint, für die Herstellung des Diaphragma nicht verwendet.

Die Anlage der Muskeln des Kehlkopfes zeigt sich bei männlichen Embryonen von 12—13 mm Länge lediglich als eine Lage von Mesoderm. Bei 16 mm Scheitelsteisslänge tritt eine cirkuläre Schichte von Fasern auf. Anfangs ist sie nur am dorsalen Umfang entwickelt, tiefer gegen die Trachea zu wird die cirkulare Schichte grösser und umzieht schliesslich ringförmig die schlitzförmige Kehlkopfspalte. Die Stellknorpel, welche schon kenntlich sind, werden von der zusammenhängenden

[1]) Über die Kopfhöhlen liegen viele Beobachtungen vor von Götte, Hoffmann, C. K., Orr, Ostrumoff. Litteratur siehe bei Oppel, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 36, 1890. v Kupffer, Ebenda. Bd. 36.

Muskelmasse bedeckt. Die ventrale Ecke des Schildknorpels bleibt frei. Der Muskelring liegt nicht in einer und derselben Horizontalebene, sondern ist vorn und kaudal gesenkt[1]). Dieser Entwickelungsgang erinnert an die einfache Anordnung eines Larynx-Constrictor, wie er bei den niederen Klassen der Wirbeltiere vorkommt. Der embryonale Constrictor laryngis hängt mit Cirkularfasern des Constrictor pharyngis zusammen. Die vergleichende Anatomie kennt einen ähnlichen Zusammenhang (Fürbringer).

5. Muskeln des Thorax.

Die Muskulatur des Thorax entsteht aus den ventralen Feldern von elf thorakalen Myotomen. Die Interkostalmuskeln tragen die Spuren dieser Abstammung deutlich an sich, sie sind noch durch Myosepten getrennt, wie während der Embryonalperiode und wie innerhalb des ganzen Wirbeltierreiches. Bei dem Erwachsenen sind die Septen durch Rippen gefestigt (Fig. 165). Jedes der elf Myotome liefert zwei übereinander liegende Muskelschichten: den Intercostalis externus und internus. Der Transversus thoracis ist bei dem Menschen stark zurückgebildet, an seinem Aufbau beteiligte sich nur das 5.—7. thorakale Myotom. Jeder Interkostalnerv versorgt sein Muskelsegment: ob dies auch bezüglich der letzten Nervenenden zutrifft, bedarf noch der Untersuchung, denn bei niederen Wirbeltieren greifen die motorischen Endzweige in ein benachbartes Myotom über.

Die Levatores costarum entstammen ebenfalls den ventralen Feldern der elf thorakalen Myotome, wie ihre Innervierung durch die Interkostalnerven beweist. Der erste Levator wird noch von einem Halsnerven versorgt.

6. Diaphragma.

Bei der Bildung des Zwerchfells sind mehrere embryonale Gebilde beteiligt:

1. Zwei Myotome, symmetrisch, welche als Halsmyotome von dem N. phrenicus versorgt werden.
2. Das parietale Blatt des Mesoderm, das die Perikardialhöhle umschliesst und zwar mit seiner unteren und seiner dorsalen Wand.
3. Das Mesenchym der primären Leber.
4. Das Herz- und das Urdarmgekröse.

Diese Teile sind nicht alle zu gleicher Zeit vorhanden, sondern rücken nach und nach zur Bildung eines zuerst noch unvollkommenen Organs zusammen, das als primäres Zwerchfell bezeichnet wird. Sein Umfang ist anfangs nicht grösser als die Basis des Herzschlauches und es stellt, symmetrisch durchbrochen, eine anfangs unvollständige Scheidewand in der Leibeshöhle dar: Septum transversum (His). Dieses

[1]) Dubois, Anat Anz. 1. Bd. 1886. Strazza, Med. Jahrb. 1888

Septum befindet sich zwischen Herzschlauch, der Magen- und Leberanlage (Fig. 170). Es bietet bei $5^1/_2$ mm langen menschlichen Embryonen gerade nur soviel Raum, dass der Herzschlauch darauf ruhen kann. Die grossen Flächen, welche später die Lungenbasis braucht, fehlen noch, wie die Lungen selbst.

Die Verbindungen des Septum sind folgende: In der Mitte hängt es mit dem Venenschenkel des Herzschlauches zusammen durch das hintere Herzgekröse (Mesocardium posterius), einer mesodermalen Lamelle, welche von der hinteren Rumpfwand herkommt. Sie ist durch die paarige Entstehung des Herzens aus dem visceralen Blatt des Mesoderm bedingt und dadurch selbst paarig. Der Venenschenkel des

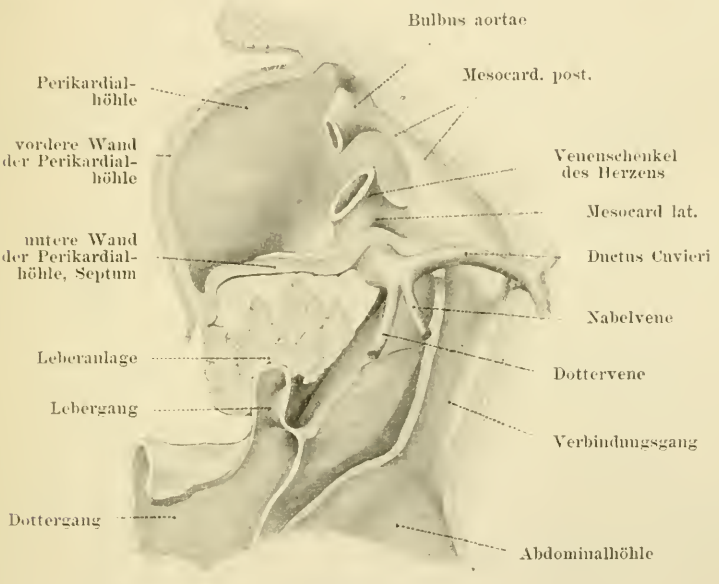


Fig. 170.

Pericardium und Anlage des Zwerchfells. Menschlicher Embryo, 3 mm lang. 16 mal vergr. Die laterale Wand der Perikardialhöhle entfernt. Nach Plattenmodell und Figur von His.

Herzschlauches ist es besonders, der aus der Fortsetzung dieses Mesocardium hervorgegangen, auf das innigste mit dem Septum verbunden ist. Das Septum ist überdies mit dem primitiven Herzbeutel durch die seitlichen Herzgekröse (Mesocardia lateralia) verbunden. Zu dem Venenschenkel des Herzen müssen die Nabel-, die Dottervenen und die Ductus Cuvieri hingeführt werden, um dort das Blut in den Sinus venosus und das Herz zu leiten. Diese Gefässe liegen nun anfangs noch unterhalb des Septum (Fig. 170), ragen aber doch schon etwas über die Fläche empor. Später erheben sie sich mehr und mehr mit dem Venenschenkel des Herzens und bilden dann samt dem sie umgebenden Mesoderm eine Doppelfalte. Bei Embryonen von

vier Wochen sind diese seitlichen Herzgekröse recht ansehnlich geworden. Mit der Leberanlage ist das Septum verbunden durch Mesenchym, das die Leberschläuche umgiebt und überdies mit den grossen Venen, den Nabel- und Lebervenen, welche durch das Septum hindurchtreten (Fig. 170, punktiert). An der Verbindung von Leberanlage und Septum nimmt auch das primitive Urdarmgekröse (Mesogastrium) teil, das sich wie das Mesocardium von der hinteren Rumpfwand zur vorderen erstreckt. Die weitere Entwickelung des Septum zum Zwerchfell besteht nun darin, das zwei Myotome zwischen Leberanlage und Perikard hineinwachsen und die Vergrösserung der Diaphragma im ganzen erfolgt.

Bei den Reptilien ist die Beteiligung des Pericardium an der Herstellung eines Septum transversum für die Dauer der frühen embryonalen Periode ebenso sicher, wie bei den Vögeln. Allein der muskulöse Teil wird aus thorakalen Myotomen gebildet, die oralwärts wachsen und dem inneren seitlichen Bauchmuskel angehören. Bojanus, Meckel, Rathke, Owen haben die quergestreiften Muskelplatten bei Krokodilen erkannt, aber sie werden nicht von Hals-, sondern von Interkostalnerven versorgt. Der Zwerchfellmuskel der Krokodile hat daher mit dem der Säuger nichts gemein (Nussbaum)[1]. Missbildungen, welche nicht selten Aufklärung geben über den Gang der Entwickelung, sobald es sich um Hemmungserscheinungen handelt, sind für die Deutung der verwickelten Vorgänge in der Bildung des Diaphragma erst teilweise verwertbar. Offenbleiben der Verbindungsgänge scheint vorzukommen, allein sie sind doch bedeckt sowohl unten vom Bauchfell als oben von der Pleura diaphragmatica. Unter solchen Umständen muss man an einen Muskeldefekt denken. Das häufige Vorkommen der Zwerchfellshernien links (1 : 17 nach Angaben Thoma's) ist embryologisch zur Zeit nicht erklärbar. Bei niederen Affen hängen Perikard und Diaphragma nicht zusammen, bei höher stehenden Affen ist die Verbindung zustande gekommen, doch ist sie noch locker, erst bei dem Menschen ist die Verwachsung erfolgt. Die Trennung von Perikard und Diaphragma bei den niederen Affen beruht wahrscheinlich auf einer nachfolgenden Trennung, denn embryologisch besteht bis hinab zu den Sauropsiden ein Zusammenhang von unterer Perikardialwand und Septum transversum[2]. Das Fehlen der rechten oder das Fehlen der linken Hälfte beruht wohl auf einem Fehlen der Muskelschichte, also auf unvollkommener Entwickelung des 3. oder 4. Urwirbels und des daraus hervorgehenden Myotomes. In einem Fall fehlte die Verbindung des Herzbeutels mit dem Zwerchfell. Das Zwerchfell wird auch hoch oben gefunden. Die Lungen liegen dann unterhalb des Zwerchfells[3].

Perikard und Diaphragma.

[1]) Meckel, Vergl. Anatomie. Bd. 3 1828. Owen, R., Anatomy of Vertebrates. Vol. 1. p. 234. 1866. Rathke, Untersuchungen über die Entwickelung der Krokodile. Braunschweig 1866. Nussbaum, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 47. 1896. — [2]) Litteratur über die Entwickelung des Zwerchfells: His, l. c. und Arch. f. Anat. 1881. Cadiat Journ. de l'Anat. Tom. 14. 1878. Uskow, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 22. 1883. Lockwood, Phil. Transact. Vol. 179. 1889. Ravn, Arch. f. Anat. 1889. Brachet, Journ. de l'Anat. Tom. 21. 1895. — [3]) Geoffroy St. Hilaire, Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation. 1832. Clarke, B., Brit. med. Journ. 1882, und Brit. Med. Assoc. in Worcester 1882.

7. Muskeln der Bauchwand.

Die Muskeln der Bauchwand entstehen aus den ventralen Feldern des zweiten bis zwölften Myotomes, dem sich noch das erste lumbale Myotom beigesellt. Obwohl viele Myotome beteiligt sind, bilden die Bauchmuskeln doch zusammenhängende Schichten, deren metamere Herkunft bis auf wenige Spuren verwischt ist. Der Obliquus abdominis externus entsteht aus sechs Myotomen, und zwar vom achten bis zwölften thorakalen und vom ersten lumbalen. Nach der Innervierung zu urteilen, kann sich noch ein zweites lumbales Myotom beteiligen. Sein Faserverlauf entspricht demjenigen des Intercostalis externus. — Der Obliquus abdominis internus geht aus vier thorako-lumbalen Myotomen: 11., 12., 13., 14. hervor. Sein Faserverlauf entspricht dem Intercostalis internus, in den er sich auch nicht selten fortsetzt. Der Transversus abdominis soll ebenfalls von vier thorako-lumbalen Myotomen (vom 11. bis 14.) abstammen; er bildet die besser erhaltene Fortsetzung des Transversus thoracis. Der Rectus abdominis geht aus sieben thorako-lumbalen Myotomen und zwar aus dem 8.—14. hervor; er wird von sieben thorakalen Nerven versorgt. Dieser Muskel hat sich noch einige andere Merkmale seiner segmentalen Abstammung bewahrt: die Inscriptiones tendineae. Der Quadratus lumborum entspricht seiner Lage nach einem subkostalen Muskel, der seine segmentale Herkunft in dem Verhalten zu den Querfortsätzen der Lendenwirbel, welche Rippen entsprechen, aufweist. Er entspringt von dem 12. und 13. thorako-lumbalen Myotom und erhält Zweige von den 12. und 13. thorako-lumbalen Nerven (Eisler).

Der Obliquus abdominis externus besteht bei den Amphibien aus 14 Metameren. Der Obliquus abdominis internus aus 18; die 17. und 18. Metamere ist durch Beziehungen zur hinteren Extremität modifiziert. Der Rectus geht vom Becken zu dem Sternum und besteht aus 11 Metameren. Die Abstammung der Bauchmuskeln von Myotomen zeigen die Amphibien noch in der vollkommensten Weise. Die Anatomie der Prosimier bietet nach dieser Richtung nicht minder wertvolle Aufschlüsse, weil die direkte Vergleichung mit der höchsten Form gestattet ist. Der Rectus besitzt noch die primitive Qualität eines metameren Muskels: 1. durch die Innervation: eine Reihe hintereinanderliegender thorako-lumbaler Spinalnerven senden Zweige zum Rectus, bei Galago 11—12, bei Lemur nigrifrons 14, bei Tarsius 12 u. s. w. 2. Durch die Zwischensehnen: sie lagen ursprünglich in regelmässiger Anordnung zwischen den einzelnen aus den Myotomen hervorgegangenen Rectusteilen. Durch allmähliches Schwinden der Inskriptionen verschmelzen aber einzelne Abschnitte der Rumpfmyotome. Bei Galago sind noch 5 Inskriptionen vorhanden statt 7; bei Lemur 4; bei Tarsius nur 2. In der Nähe des Ursprunges und der Insertion sind die Zwischensehnen verschwunden, aber die Innervation giebt die frühere Zusammensetzung aus mehreren Abschnitten noch zu erkennen. Die Nerven vertreten auch hier das erhaltende Prinzip, indessen die sehnigen Inskriptionen wandelbarer Natur sind. Der M. obliquus abdominis externus ist bei den Prosimiern, wie der Rectus, als ein streng metameres Gebilde anzusehen.

Zwischensehnen.

das auch von den nämlichen Nerven versorgt wird. Die beiden anderen breiten Bauchmuskeln verhalten sich ebenso. Dazu gesellt sich noch ein anderes wichtiges Dokument, die Anwesenheit von Zwischensehnen, von denen beim Menschen jede Andeutung fehlt. Durch diese Zwischensehnen kommen Zeichen des metameren Baues zur Erscheinung, wie sie sich in schärfster Ausprägung bei Reptilien finden. Der Obliquus abd. ext. entsteht bei Galago aus zehn Myotomen (vom 6.—15. thorako-lumb. Myotom); bei Lemur nigrifrons aus 11 Myotomen (vom 5.—15.); bei Tarsius aus 14 Myotomen (vom 1.—14.).[1])

b) Muskulatur der Extremitäten.

Allgemeines.

Die Entwickelung der Muskulatur der Extremitäten geht von Myotomen aus. Die ventrale Kante und die zunächst anstossende äussere Lamelle geben Zellen ab, welche in die aus Mesenchym bereits vorgebildete Extremitätenplatte hineinwuchern (Fig. 169). Dieser Prozess spielt sich, einmal begonnen, unter folgenden Erscheinungen ab: Die ventrale Partie des Myotomes fasert sich bei dem Menschen pinselförmig auf, denn die spindelförmigen und dreieckigen Zellen und Zellengruppen breiten sich aus. Gleichzeitig findet eine rege Vermehrung statt: die neu entstandenen Elemente haben nicht epithelialen Charakter, wie die Zellen der medialen Lamelle des Myotomes, sondern sind kugelig. Sie legen sich in dichten Reihen aneinander und bilden ein mehrschichtiges Lager unter dem Ektoderm der Extremitätenplatte, während die centrale Partie von diesem Zellenstrom befreit bleibt, der allmählich, wie auf Durchschnitten sichtbar, einen Mantel darstellt, der erst der dorsalen Fläche der Extremitätenplatte folgt, dann die freie Kante umgreift, um nach der ventralen Kante fortzuschreiten und schliesslich in die ventrale Leibeswand überzugehen (Fig. 171).

Dieser Mantel von muskelbildenden Elementen umschliesst also das axiale Blastem. So heisst die centrale Schichte des Mesoderm innerhalb der Extremitätenplatte: denn in ihr taucht später Vorknorpel, dann echter Knorpel auf, der endlich die skelettartigen Teile liefert. Die spätere, hochdifferenzierte Muskulatur der fünffingerigen Gliedmassen tritt also anfangs als ein Muskelmantel auf, der aus einer bestimmten Zahl von Myotomen hervorgeht. Am vordersten Myotom, das an dem Aufbau der Extremität teilnimmt, beginnt der Prozess der Mantelbildung zuerst und breitet sich auf die folgenden nach hinten aus. Zu diesem Mantel treten ventrale Stämme der Spinalnerven (Fig. 171); soviel Myotome, soviele Nervenstämme.

Der eben geschilderte Vorgang ist zuerst bei den Knorpelfischen erkannt worden; bei ihnen schickt eine bestimmte Zahl von Myotomen in die aus Mesenchym vorgebildete Extremitätenplatte Fortsätze hinein, welche wegen ihrer

[1]) Ruge, Morph. Jahrb. Bd. 18.

Form „Muskelknospen" genannt werden (Fig. 74, S. 138). Bei Mustelus beteiligen sich 10, bei Pristiurus 11 solcher Sprossen an der Bildung der Brustflosse. Bei den Knochenfischen folgen sich die Knospen ebenso in strenger Reihenfolge für die Bauch-, Schwanz- und Rückenflossen (Harrison), obwohl schon manche Abänderungen bemerkbar sind, die sich bei den folgenden Klassen mehr und mehr steigern, so dass der Nachweis oft grosse Schwierigkeiten bereitet. Allein so sehr auch neue Modifikationen den Vorgang verdunkeln, die streng geregelte Beteiligung der Myotome an der Herstellung der Flossenmuskulatur wie an derjenigen der Extremitäten ist überall nachweisbar[1]). Durch die vorliegenden Arbeiten ist das im wesentlichen übereinstimmende Verhalten bei Vertretern aller Klassen nachgewiesen, das sich auch auf das Verhalten der Nervenstämme erstreckt. Der ventrale Plexusstamm schickt stets einen Zweig zu der dorsalen Masse des Muskelmantels (Fig. 164), und einen Zweig zur ventralen Masse des Muskelmantels der Extremität und zwar in der Form, wie die Fig. 164 anzeigt (Eisler). Die Anatomie wie die vergleichende Embryologie liefern übereinstimmende Belege[2]).

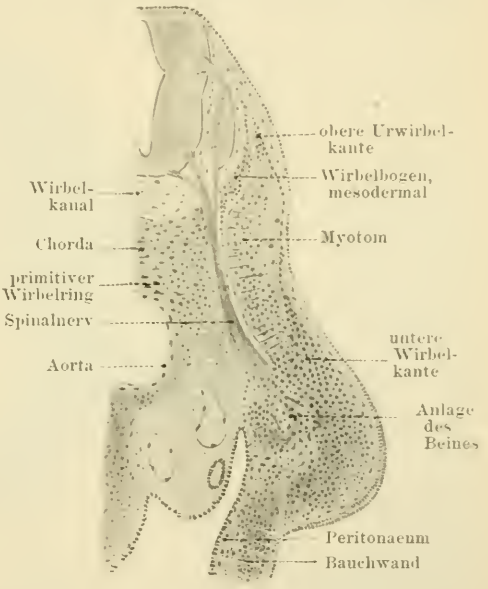


Fig. 171.
Menschlicher Embryo von 10,5 mm Länge, 5. Woche. Querschnitt durch den Hinterrumpf in der Höhe der Anlage des Beines. 30 mal vergr.

1. Obere Extremität.

Die einzelnen Myotome, welche sich bei dem Aufbau der oberen Extremität beteiligen, liefern folgende Muskeln:

Das 4. Halsmyotom: Den distalen Teil des Sternocleidomastoideus- und des Trapezius, ferner den Levator scapulae. Bei Reptilien wird der Trapezius (= Capitidorso-clavicularis) durch den Vago-accessorius und die Nervi thoraci anteriores innerviert[3]), wie bei den höheren Tieren.

Das 5. Halsmyotom liefert Teile des Pectoralis major, Deltoideus, Supra- und Infraspinatus, Rhomboideus und Levator scapulae, des Serratus anticus, des Subscapularis, das Caput longum des Biceps und den Subclavius.

Das 6. Halsmyotom beteiligt sich ebenfalls an der Herstellung

[1]) Fürbringer, Morph. Jahrb. Bd 1. 1876. — [2]) Balfour, Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878. Rabl, Morph. Jahrb. Bd. 19. 1892. Harrison, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895. Maurer, Morph. Jahrb. Bd 18. 1891. Mollier, Anat. Hefte. 1893 und 1895. — [3]) Eisler, Abhandl. Nat. Ges Halle. Bd. 17. 1892. Wiedersheim, Das Gliedmassenskelet der Wirbeltiere. Jena 1892

des Deltoides, Supra- und Infraspinatus, des Teres minor und Coraco-brachialis, ferner am Pectoralis major.

Das 7. Halsmyotom bildet mit dem sechsten vereinigt den Teres major und Coraco-brachialis aus und überdies mit dem fünften und sechsten zusammen den Pectoralis major, Serratus anticus und Anconaeus longus.

Das 8. Halsmyotom liefert zusammen mit dem siebenten und mit dem ersten thorakalen Myotom den Triceps und den Pectoralis minor. Die Zusammensetzung von Muskeln des Schultergürtels aus mehreren Myotomen ist eine wertvolle Erkenntnis. Supra- und Infraspinatus

Obere Extremität. Verbreitung der sechs Myotome.

Muskeln des Schultergürtels und Oberarms	Herkunft der Segmente	Innervation durch ventrale Plexusnerven	dorsale Plexusnerven
Suclavius	5. (4. 5.)	v.	
Pectoralis major	5. 6. 7. (6. 7. 8.)	v.	
Pectoralis minor	7. 8. 9. (6. 7. 8.)	v.	
Coraco-brachialis	6. 7.		
Supraspinatus	5. 6. (4. 5.)		d.
Infraspinatus	5. 6.		d.
Teres minor	6. (5. 6.)		d.
Teres major	6. 7.		d.
Serratus anticus	5. 6. 7.		d.
Rhomboideus	5. (4. 5.)		d.
Levator scapulae	4. 5. (5.)		d.
Deltoideus	5. 6. (5. 6. 7.)		d.
Coraco-brachialis	6. 7. (7)	v.	
Biceps (caput breve)	5. 6.	v.	
Biceps (caput longum)	5. 6.	v.	
Latissimus dorsi	6. 7. 8.		d.
Triceps	6. 7. 8. (7. 8. 9.)		d.
Extensor carpi radialis	6. 7. 8.		d.
Brachialis internus	5. 6.	v.	d.
Brachio-radialis	5. 6.		d.

sind diplomer, d. h. aus zwei Myotomen entstanden; andere Muskeln sind polymer, d. h. aus mehr Myotomen entstanden, wie der Pectoralis major und minor. Die beigefügte Tabelle giebt die Umwandlung der Myotome in Muskeln. Die in Klammern eingeschlossenen Zahlen beweisen, dass der Aufbau einem kleinen Wechsel unterworfen sein kann. Nicht immer ist z. B. der Pectoralis major aus dem 5., 6. und 7. Myotome entstanden, er kann auch aus dem 6., 7. und 8. hervorgehen. Die Tabelle lässt ferner die Herkunft der Nervenzweige erkennen: die ventralen Plexusstämme teilen sich innerhalb der Extremitäten nach strenger Regel so, dass die dorsale Masse des Muskelmantels von dorsalen Zweigen *d*, die ventrale Masse des Muskelmantels von ventralen Zweigen *v* versorgt wird (Fig. 172 und Tabelle). Aus der Tabelle geht gleichzeitig die strenge Regelmässigkeit in der An-

ordnung der Muskulatur hervor. Sie behält die Reihenfolge der Myotome unverändert bei. Dasselbe ist der Fall mit den Nerven für die Muskeln. Die Zahl der Myotome entspricht der Zahl der Neurotome, welche die Muskeln innervieren. In dem reifen Organismus ist weder die strenge Reihenfolge der Muskeln noch die der Nerven aufgegeben, welche bei dem Embryo so auffallend hervortritt.

Das axiale Blastem der Extremitäten ist zu einem ansehnlichen Teil schon vor dem Hineinwachsen der Myotome vorhanden. Später wird es bedeckt von dem Zellenmantel, aus dem die Muskulatur hervorgeht. Dieses axiale Blastem liefert, abgesehen von den Knochen, auch die Membranae interosseae und intermusculares, welche sich zwischen

Skelettplatte.

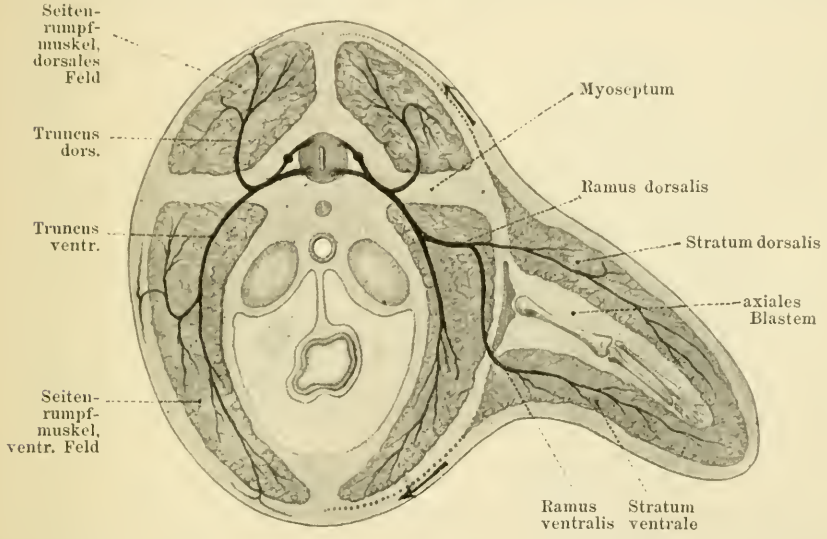


Fig. 172.

Rumpfsegment des Menschenembryo mit einem Nervenpaar und der Anlage der Extremitätenmuskulatur, 6. Woche. Schematisch.

der ventralen und dorsalen Muskulatur befinden. Diese Membranen und das axiale Blastem stellen zusammengenommen eine Skelettplatte her, welche den sich differenzierenden Muskeln zum Ursprung und Ansatz dient. Berücksichtigt man die früheste Form der Extremitätenplatte (Fig. 172), dann besitzt auch die Skelettplatte eine dorsalwärts und eine ventralwärts gestellte Fläche. Die Anheftung der Myotome und ihrer Derivate erfolgt zunächst an diesen Flächen.

Bei der strengen Regelmässigkeit in der Anordnung und dem Wachstum der Myotome lässt sich an dem Skelett des Erwachsenen die frühere ventrale und dorsale Fläche der anfänglichen Skelettplatte wiedererkennen (Bolk). Auch hierüber giebt die Tabelle Aufschluss. Die Insertion des Subclavius, Pectoralis major und minor, des Coraco-brachialis und Biceps erfolgt an der ventralen Fläche der Skelettplatte (in der Tabelle mit v. = ventral be-

zeichnet), und die entsprechenden Nerven stammen von ventralen Zweigen (Fig. 164). Die spätere Torsion des Skelettstabes hat zwar die frühere ventrale Fläche etwas lateral gedreht, dennoch ist das erste embryonale Verhalten unverkennbar. Ein anderes Bild zeigt in dieser Hinsicht die Scapula, insofern an ihr nur Muskeln inserieren, welche dorsale Äste (in der Tabelle mit d. = dorsal bezeichnet) aus dem Armgeflecht beziehen, wie der Supra und Infraspinatus, Teres minor und major, Serratus, Rhomboideus u. A.

Muskeldefekt.

Die Erkenntnis von der Anlage der Muskulatur der Extremitäten aus einzelnen Myotomen gestattet es, das Fehlen eines Muskels, wie z. B. des Pectoralis major, entwickelungsgeschichtlich zu deuten. Der Pectoralis major wird, wie die obige Tabelle ergiebt, vom 5., 6. und 7. Myotom gebildet. Fehlt nun seine Clavikularportion, so ist folgender Erklärungsversuch erlaubt: Aus den erwähnten Myotomen gehen viele Muskeln des Schultergürtels und des Oberarmes hervor, wie z. B. Subclavius, Pectoralis minor, Supra- und Infraspinatus, Teres minor und major, Deltoides u. a. m. (siehe die Tabelle). Dies geschieht offenbar in der Weise, dass durch Wanderung und Delamination mehrere Schichten entstehen. Fehlt nun der grosse Brustmuskel, so fehlen doch keineswegs die entsprechenden Myotome 5, 6 und 7, sondern lediglich Teile derselben, die sich zu diesem Muskel gestalten sollten, alle anderen Teile der nämlichen Myotome (siehe die Tabelle) sind vorhanden. — Solche Defekte bieten die Möglichkeit, die Bestandteile, welche das einzelne Myotom zu der Herstellung eines bestimmten Muskels liefert, annähernd zu bestimmen. Bei dem Fehlen der Sternokostalportion des grossen Brustmuskels und des ganzen Pectoralis minor, z. B. der rechten Seite, war wohl nur das 7. Halsmyotom bei der ersten Anlage und zwar nur teilweise verkümmert. Das Material für die übrigen Muskeln war dagegen geliefert worden, denn die Clavikularportion des Pectoralis major, von dem 5. und 6. Myotom stammend, war vorhanden, nur der Rest des Muskels fehlte, weil das 7. Halsmyotom mangelhaft entwickelt war.

2. Untere Extremität.

Die Muskulatur der unteren Extremität wird von den ventralen Partien der sechs Myotome hergestellt, welche von dem 14.—19. thorakolumbalen Urwirbel stammen. Die strenge Reihenfolge der Myotome ist auch in der entwickelten Muskulatur wieder zu erkennen, wie die Vergleichung der Nerven, der Muskeln und ihrer Ansatzstellen zeigt. Wie die sechs Myotome sich der Körperachse des Embryo entlang aufreihen, so wachsen sie auch in die Extremitätenplatte der Reihe nach hinein und treten in Verbindung mit dem axialen Blastem, in der nämlichen Weise, wie dies oben geschildert wurde (Entstehung der Muskulatur des Arms). Ein Mantel von muskelbildenden Elementen umschliesst das axiale Blastem. Am 14. thorako-lumbalen Myotom (= 2. lumbales Myotom) beginnt zuerst die Mantelbildung, die übrigen folgen nach. Zu jedem Myotom tritt ein ventraler Stamm des entsprechenden Spinalnerven; soviel Myotome soviel Nervenstämme. Für die Beurteilung des Weges, den die Myotome und ihre Derivate im Innern der Extremitätenplatte zurücklegen und der Insertionen, welche sie an dem Skelett erhalten, ist folgendes zu berücksichtigen: das Einwachsen geschieht zu

einer Zeit, in der sich sowohl die Myotome als das axiale Blastem im Zustand von embryonalen Zellen befinden; die Extremitätenplatte besitzt zwei Flächen, eine dorsale und eine ventrale (Fig. 173). Auch an den Myotomen der unteren Extremität ist wie an denen des übrigen Rumpfes eine Differenzierung eingetreten, welche durch Schichtung mehrere Muskellagen erzeugt hat oder durch Längsteilung viele schmale und lange Muskeln hervorrief: Aber so gross auch ihre Zahl, sie sind alle aus den sechs obenerwähnten thorako-lumbalen Myotomen entstanden. Die einzelnen Myotome, die sich am Aufbau der Muskulatur beteiligen, liefern folgende Muskeln:

Das 14., 15. und 16. Myotom liefert den Ileo-psoas, Rectus femoris, Vastus medialis und lateralis, Pectineus, die Adductoren, den Obturator externus und Gracilis.

Das 16. und 17. Myotom den Semimembranosus.

Das 17. und 18. Myotom den Semitendinosus u. s. w. Die Einzelnheiten sind aus der beigedruckten Tabelle zu erkennen, welche die Herkunft vieler Muskeln aufführt und überdies angiebt, ob ventrale oder dorsale Plexusnerven in die betreffenden Muskeln eintreten. Die ventralen Stämme (Fig. 172) für die ventrale Masse des Muskelmantels und die daraus hervorgehenden Muskeln sind in der Tabelle durch v = ventral bezeichnet, die dorsalen Stämme für die dorsale Masse des Muskelmantels und die daraus hervorgehenden Muskeln sind in der Tabelle durch d = dorsal bezeichnet.

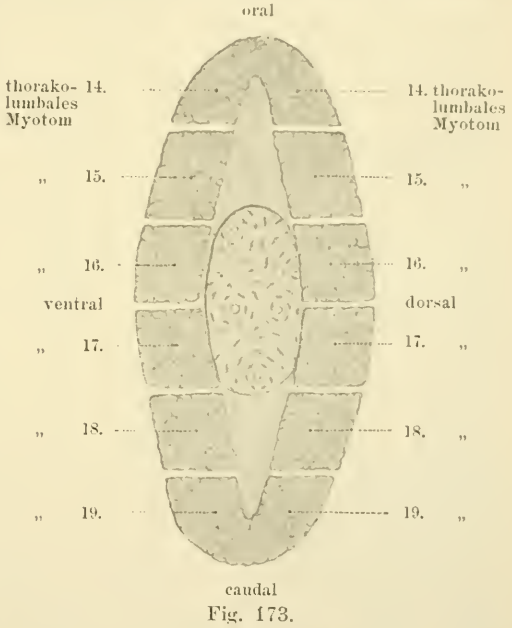


Fig. 173.

Anordnung der thorako-lumbalen Myotome auf dem axialen Blastem der unteren Gliedmasse des Fötus des Menschen. Schematisch. Nach Bolk.

Für die Insertion der Muskeln liefert das axiale Blastem nicht nur den bekannten Knochenstab, sondern auch die Membranae interosseae und intermusculares, welche sich als Scheidewand zwischen der ventralen und dorsalen Muskulatur befinden. Diese Membranen stellen mit dem axialen Blastem die Skelettplatte her, welche den sich differenzierenden Muskeln zum Ursprung und Ansatz dient. Entsprechend der ursprünglichen platten Form der Extremitätenanlage besitzt auch diese Skelettplatte eine dorsalwärts und eine ventralwärts gerichtete Fläche. Später

erfolgt eine Torsion der ganzen Gliedmasse um 90° nach vorn (siehe S. 286), wodurch die Orientierung der Muskulatur, ebenso wie diejenige der Skelettplatte geändert wird.

Insertion. Die aus den proximalen Myotomen hervorgehenden Muskeln erhalten ihren Fixpunkt auf der Skelettplatte ventral, wie z. B. die Adduktoren, der Gracilis, Semimembranosus und Semitendinosus u. A. Die mediale Insertion wie der mediale Verlauf ist bei den erwähnten Derivaten des Muskelmantels unverkennbar. Die Tabelle enthält noch einige andere verwandte Beispiele. Die aus distalen Myotomen hervorgehenden Muskeln erhalten ihre Insertion dorsal an der Skelettplatte, wie der Glutaeus maximus, medius und minimus, welche aus dem 16.—19. Myotom entspringen, oder der Biceps femoris,

Muskeln des Beckengürtels und des Oberschenkels	Herkunft von Segmenten	Innervation durch ventrale	Innervation durch dorsale Plexusnerven
Ileo-psoas	14. 15. 16.		d.
Vastus medialis	14. 15.		d.
Rectus femoris	15. 16.		d.
Vastus lateralis	15. 16.		d.
Pectineus	14. 15.	v.	(d.)
Adductor longus	14. 15.	v.	
Adductor brevis	14. 15. 16.	v.	
Adductor magnus	15. 16.	v.	
Obturator externus	15. 16.	v.	
Portio ischiadica add. mag.	16. 17.	v.	
Gracilis	15. 16.	v.	
Quadratus fem. + Gemellus inferior	16. 17.	v.	
Obturator internus + Gemellus superior	16. 17. 18. 19.	v.	
Semimembranosus	16. 17.	v.	
Semitendinosus proxim.	17. 18.	v.	
Semitendinosus distal	16. 17.	v.	
Biceps (caput longum) [1]	18. 19.	v.	
Biceps (caput breve)	17. 18.		d.
Tensor fasciae latae	16. (17.?)		d.
Glutaeus minimus	16. 17.		d.
Glutaeus medius	16. 17. 18.		d.
Glutaeus maximus	17. 18. 19.		d.
Piriformis	18. 19.		d.

der vom 17. und 18. Myotom und der Piriformis, der vom 18. und 19. Myotom entspringt. Diese Insertionsstellen, welche offenbar schon in früher embryonaler Zeit fixiert werden, bleiben alle unverändert erhalten, obwohl das Becken später eine Drehung um 90° und um einen Punkt erfährt, der durch die Articulatio sacro-iliaca gegeben ist. Dazu kommt eine Torsion der übrigen Skelettabschnitte, wodurch die Kniescheibe proximal rückt, allein auch sie ist nicht imstande, die Reihenfolge der Myotomderivate zu stören. Das 12. thorakale Myotom, aus welchem Teile das Rectus und Obliquus abdominis hervorgehen, inseriert am kranialen Rande des Beckens (Crista iliaca und Os pubis) sofort in der frühesten Entwickelungsperiode. Die Insertionspunkte liegen (siehe Fig. 161 S. 282) in gleicher Höhe mit dem Ursprung des Myotomes.

[1] Bisweilen beteiligt sich auch das 20. (Eisler).

Die Anlage des Os ischii befindet sich um dieselbe Periode kaudal im Bereich des 19. thorako-lumbo-sakralen Ursegmentes. Der Piriformis läuft später noch in derselben Richtung. Zwischen der Insertion des Rectus und Obliquus abdominis und derjenigen des Piriformis ziehen die übrigen Myotome zur Skelettplatte, begleitet von den Neurotomen. Aus diesem Grunde lassen sich bestimmte Zonen auf der Aussenfläche des Os coxae wie des übrigen Extremitätenskelettes nachweisen, an denen in regelmässiger, durch die Reihenfolge der Myotome bedingter Anordnung die Insertion stattfindet (Sklerozonen, Bolk). Nirgends herrscht Willkür, sondern überall sind selbst die Insertionen durch alte Übertragung strenge vorgeschrieben (siehe die Fig. 173). Unter den dorsal inserierenden Muskeln, welche aus der dorsal verlaufenden Lamelle des Muskelmantels hervorgegangen sind, befindet sich der M. quadriceps femoris. Er entwickelt sich aus dem 14., 15. und 16. Myotom (siehe die Tabelle, welche die Einzelnheiten angiebt). Dieses Verhalten hat auch mit geringfügiger Änderung seine Geltung für diesen nämlichen Muskel bei sämtlichen Säugern. Auch bei ihnen entspringt er von thorako-lumbalen Myotomen und wird in so übereinstimmender Weise zusammengesetzt, dass die Homologie der einzelnen Teile ohne Schwierigkeit von der vergleichenden Anatomie festzustellen ist. Homologie ist hier bis auf die Myotome zurück zu verfolgen, und ist Übereinstimmung auf Grund gleicher Entwickelung aus thorako-lumbalen Myotomen, auf Grund der gleichen Art der Innervierung durch dorsale Plexusäste, und der gleichen Art der Befestigung an der dorsalen Fläche des axialen Blastems. Bei der Entwickelung der Extremitäten-Muskulatur aus dem oben geschilderten Verlauf des Muskelmantels ist es erklärlich, dass Derivate derselben Myotome ventral und dorsal an der Skelettplatte zu liegen kommen, wie dies die schematische Fig. 173 erkennen lässt. Sie macht es auch verständlich, dass an der oralen und kaudalen Kante der Skelettplatte die Derivate eines Myotomes sich berühren. Auf der dorsalen Fläche des axialen Blastems schreiten jene Muskeln fort, welche vom Nervus femoralis, den Nervi glutaei und dem Nervus peroneus versorgt werden samt dem M. piriformis und iliopsoas. Nach der strengen Regel des Zusammenhanges von Nerv, Muskel und axialem Blastem finden wir die zum Femur umgewandelte Partie des Blastems nicht bloss lateral, sondern auch median gelegen und zwar wegen der Torsion um 90°. Desgleichen Tibia, Fibula und Dorsalfläche des Fusses. An der ventralen Fläche des axialen Blastems befanden sich ursprünglich die Muskeln, welche vom Nervus obturatorius (inkl. M. pectineus) und vom Nervus tibialis versorgt werden. Durch die Torsion der Extremität werden die früheren medialen Flächen des axialen Blastems dorsal gedreht, dort findet sich dann die Dorsalfläche des Femur, der Tibia und die Planta pedis[1]).

Sklerozonen.

---

[1]) Für das Verständnis der eben dargelegten Vorgänge in der Entwickelung der Muskulatur der Extremitäten hat die vergleichende Anatomie ein reiches und wichtiges Material geliefert. Die Studien über die Homologie der Extremität in der Reihe der Wirbeltiere, die damit zusammenhängenden Lehren über die Innervierung der Muskeln durch die Plexus haben eine breite Grundlage geschaffen. Der einzige logische Schluss, zu dem das Studium der Entwickelung der Muskulatur führt, ist der eines Zusammenhanges mit irgend einem nieder organisierten Vorfahren. Paterson, Proc. Roy. Soc. London. Vol. 51. No. 313; und Journ. of Anat. Vol. 21. Fürbringer, a. a. O. und Morph. Jahrb. Bd. 5. 1879. Ruge, Morph. Jahrb. Bd. 18. 1892. Eisler, Abhandl. Naturf. Ges. Halle. Bd. 19. 1895. Mit einem Litteraturverzeichnis von mehr als 250 Nummern. Bolk, Morph. Jahrb. Bd. 21. 1894. Bd. 22. 1895.

III. Das Darmsystem.

a) Allgemeines und Auftreten des Kopf-, Mittel- und Enddarms.

Das Darmsystem entsteht aus dem Entoderm mit Beteiligung des visceralen Blattes des Mesoderm. Das Entoderm liefert das Epithel des ganzen Darmsystems und dasjenige seiner Drüsen, das viscerale Mesoderm alle Muskel- und Bindegewebsschichten samt den Mesenterien und Netzgebilden. Im Beginn der Entwickelung besteht noch kein Darm*rohr*. Ein Rohr wird erst nach und nach aus den obengenannten Membranen hergestellt. An ihm sind leicht die schon oft genannten Abschnitte zu unterscheiden: Der Kopfdarm, der Mitteldarm und der Enddarm. Der zweite ist in der frühesten Periode noch in weiter Verbindung mit dem Dottersack (Fig. 174). Weder Kopf- noch Enddarm haben um diese Zeit eine Verbindung nach aussen, sie sind *geschlossen*. Der Kopfdarm erhält bald eine ansehnliche Ausdehnung, denn bei allen Wirbeltieren eilt der Kopf den übrigen Körperabschnitten in der Entwickelung voraus. Das zuerst flach ausgebreitete Entoderm zeigt später eine Rinne, welche der Achse der Embryonalanlage entlang läuft (Fig. 79, S. 147). Damit ist der erste Schritt zur Herstellung eines Rohres gethan. Die Rinne wird tiefer, dadurch dass sich die Seitenränder mehr und mehr ventralwärts nähern. Diese Darmrinne läuft anfangs ohne Unterbrechung bis an die Grenze der Keimhaut und liegt also unmittelbar dem Dotter auf. Demnächst erfolgt aber die Abgrenzung nach vorn und hinten: Kopf- und Beckenende des Embryo entstehen. Beide werden zunächst durch eine Falte *aller* Keimblätter angedeutet: die Kopf- und die Schwanzfalte. Gleichzeitig entsteht naturgemäss vor der Falte eine Rinne, die vordere und hintere Querrinne. Damit sind beide Körperenden aus der früheren Ebene der

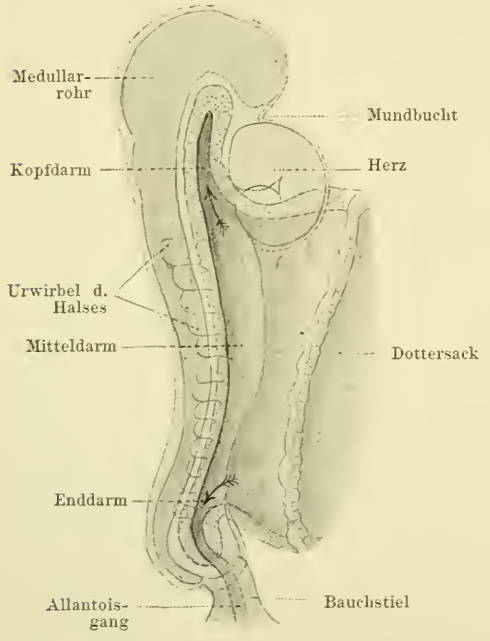


Fig. 174.

Menschlicher Embryo mit 14 Urwirbeln. 2,5 mm Länge. 30 mal vergr. Der Dottersack abgeschnitten. Die Anlage des primitiven Darmrohres an dem durchsichtigen Embryo sichtbar.

Darmrinne.

Keimhaut herausgehoben. Während sich nun nach und nach auch durch eine seitliche Grenzrinne der Körper aus der Keimhaut erhebt, gestaltet sich durch Auswachsen das Vorderende zu einem Hohlcylinder, der innen von Entoderm ausgekleidet ist. Der Kopf erhält bald eine ansehnliche Länge und damit auch das in ihm enthaltene entodermale Rohr, das nun als Kopfdarm bezeichnet wird. Er erstreckt sich hinter dem Herzen hinauf bis zur Rachenhaut, wo er zunächst blind endigt. Vor der Rachenhaut liegt die Mundbucht (Fig. 175). An der Schwanzfalte, die später entsteht als die Kopffalte, vollziehen sich die Prozesse ähnlich. Das hintere Körperende erhebt sich, wird frei von der Fläche des Dottersackes, weil Mesoderm, Neuralrohr und Chorda samt dem Entoderm sich cylindrisch verlängern. Während an der ventralen Seite des Kopfes das Herz vorliegt, befindet sich am Schwanzende der Bauchstiel mit dem Allantoisgang, so dass auch hier der Verlauf des entstandenen Enddarmes nur auf Längsschnitten erkennbar wird (Fig. 174). Die Abgangsstelle des Allantoisganges wird von dem geschlossenen Enddarm überragt, der noch keine Mündung nach aussen besitzt. Ein After fehlt also noch. Die Stelle, wo der Enddarm in den Dottersack mündet, heisst hintere Darmpforte; die Stelle, wo der Kopfdarm in den Dottersack mündet, heisst vordere Darmpforte. Mitteldarm heisst die Strecke zwischen vorderer und hinterer Darmpforte. Nach und nach wandelt sich auch dieser Abschnitt in ein Rohr um. Von der vorderen und hinteren Darmpforte rücken die Zellen des Entoderm und des Mesoderm sich entgegen; die beiden Hälften der Darmrinne verwachsen miteinander, dabei entsteht ein ventrales Gekröse. Die früher weite Verbindung mit dem Dottersack wird immer mehr eingeengt. So bleibt schliesslich nur ein enger Gang zwischen Mitteldarm und Dottersack übrig, der Dottergang: Ductus omphalo-entericus. Dieser enge Dottergang wird dabei an den Bauchstiel herabgedrängt und von dessen Mesoderm- und Amnion-

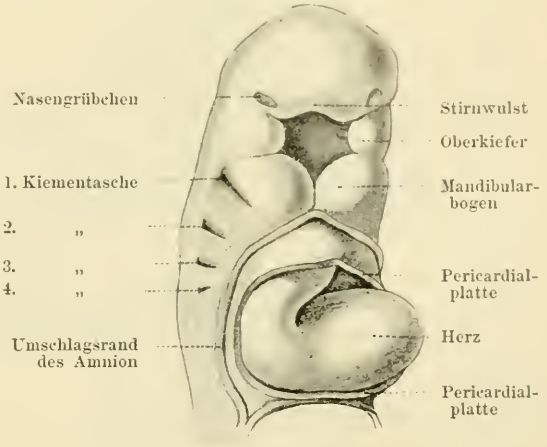


Fig. 175.

Vorderrumpf eines menschlichen Embryo. Länge 4,2 mm, etwa 21 Tage alt. 30 mal vergr. Das Gesicht mit der Mundbucht nach vorn. Der Herzschlauch ist freigelegt. Rekonstruktion. Nach His.

Darmpforten.

scheide samt den Nabelarterien und der Nabelvene eingeschlossen. Bauchstiel und Dottergang sind nunmehr in einem einzigen Strang vereinigt, in dem Nabelstrang.

Die Rachenhaut verläuft schräg von dem Unterkieferbogen zu der Basis des häutigen Urschädels (Fig. 176). Die Stelle des Ansatzes befindet sich an der Grenze von Zwischen- und Mittelhirn während dieser Entwickelungsstufe. Wegen der beträchtlichen Wachstums-Verschiebungen, welche an dem Gehirn- wie an der Schädelbasis stattfinden, rückt die Insertionsstelle später nach vorn und wird dicht vor den Türkensattel verlegt. Der Ansatz an dem häutigen Urschädel bedingt die Entstehung zweier Taschen; der entodermalen Seessels Tasche und der ekto-

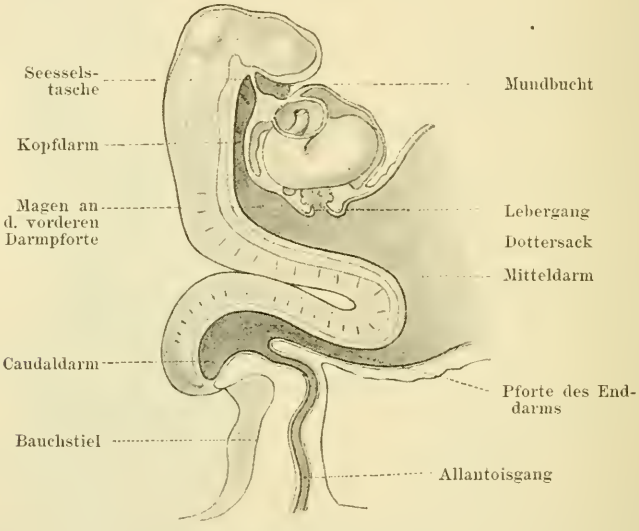


Fig. 176.
Menschlicher Embryo von 4,10 mm Länge. Nach His.

dermalen Rathkes Tasche (Fig. 176). Die obere Insertionsstelle ist nach dem Schwund der Rachenhaut oft noch als kleiner Vorsprung sichtbar. In der Rachenhaut entsteht bei dem Durchbruch zuerst eine Längsspalte, die sich allmählich in eine weite Öffnung verwandelt.

Mundbucht. Das Ektoderm der Mundbucht beteiligt sich an der Herstellung des Plattenepithels der Mundhöhle, der Bildung des Schmelzorganes der Zähne, der Schleimdrüsen und der Geschmacksknospen, also selbst an der Herstellung einzelner Sinnesapparate. Dadurch wird diese unscheinbare Bucht von grosser Bedeutung. Die Mundbucht selbst ist ziemlich tief, ihre Begrenzung nach oben ist der Stirnwulst des Urschädels, der die Grosshirnbläschen umschliesst: seitlich liegen die Oberkieferfortsätze, den Schluss bildet der Unterkieferbogen. Die ebengenannten Teile springen

gegen die Bucht vor. Der Eingang wird dadurch fünfeckig (Fig. 175). Die fünf Ecken gehen in minimale Rinnen über. Die beiden oberen heissen die Augennasenrinnen; sie führen später zu dem inneren Augenwinkel. Die beiden unteren Ecken heissen die primitiven Mundwinkel. Die unterste Ecke und die ihr entsprechende Rinne trennt die beiden Unterkieferbogen. Das Mesoderm für die Serosa, die Muskelschichten, die Submucosa und die Mucosa des Darmes, stammt von dem visceralen Blatt. Sobald die Cölomspalte aufgetreten, legt sich dieses viscerale Blatt an das Entoderm an, und bleibt von nun an mit demselben in Verbindung. Am Kopfe sind es die ungespaltenen Kopfplatten, welche die oben genannten Schichten liefern. Am Steissende des Embryo befindet sich in der Umgebung des Schwanzdarmes ebenfalls ungespaltenes Mesoderm.

Serosa und Mucosa.

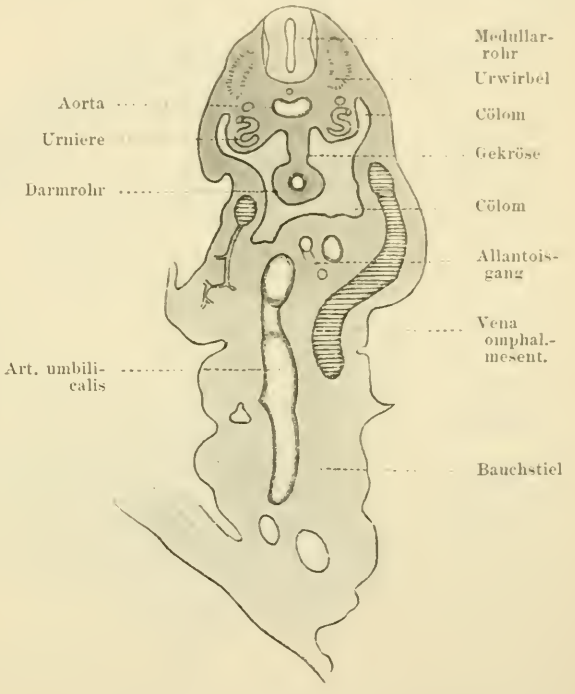


Fig. 177.
Menschlicher Embryo, 5 mm lang. 20 mal vergr. Nach His. Der Schnitt hat auch den Bauchstiel getroffen.

Auf der ebengeschilderten Stufe zeigt das Darmsystem des menschlichen Embryo eine starke ventrale Krümmung, weil der Rücken tief eingebogen ist (Fig. 176). Es hat weder ein Mesenterium noch eine Verbindung nach aussen, denn es ist vorn und hinten geschlossen. Viele Organe fehlen noch vollständig, wie Lungen; Dünn- und Dickdarm und andere, wie der Magen, sind nur angedeutet. Der letztere ist z. B. hinter dem Herzen als eine kleine Erweiterung sichtbar. Unmittelbar dahinter zeigt sich, dicht an der vorderen Darmpforte, ein kurzer Gang — der Lebergang; es ist der spätere Gallengang, jetzt zunächst ein Epithelrohr (Fig. 176), welches in das hinter dem Herzen befindliche Mesoderm hineindringt und rundliche Zellensprossen dort anhäuft: die erste Leberanlage. Aus diesem primitiven Darmrohr geht nach und nach das ganze, reich gegliederte Darmsystem von dem Mund bis zu dem After hervor, also die in der

systematischen Anatomie getrennt behandelten Abschnitte des Nutritions- und des Respirationsapparates mit samt den dazu gehörigen zahlreichen Drüsen, Mesenterien und Netzen.

Der Kopfdarm macht zuerst den Hauptteil des Darmsystems aus. Bei den Fischen ist dies während des ganzen Lebens der Fall, denn er umfasst die Kiemenbogen, die Kiemenspalten, den Anfang der Schwimmblase und den grossen Rachen dazu. Der Kopfdarm der Sauropsiden und der Säuger bis hinauf zum Menschen lässt die Respirationsorgane hervorgehen. Er ist mit gemischten Funktionen ausgestattet: ein Teil gehört dem Digestions-, der andere dem Respirationsapparat an. Am Kopfdarm treten später auch Skelettgebilde auf: Kiemenbogen, welche wichtige Stützfunktionen übernehmen.

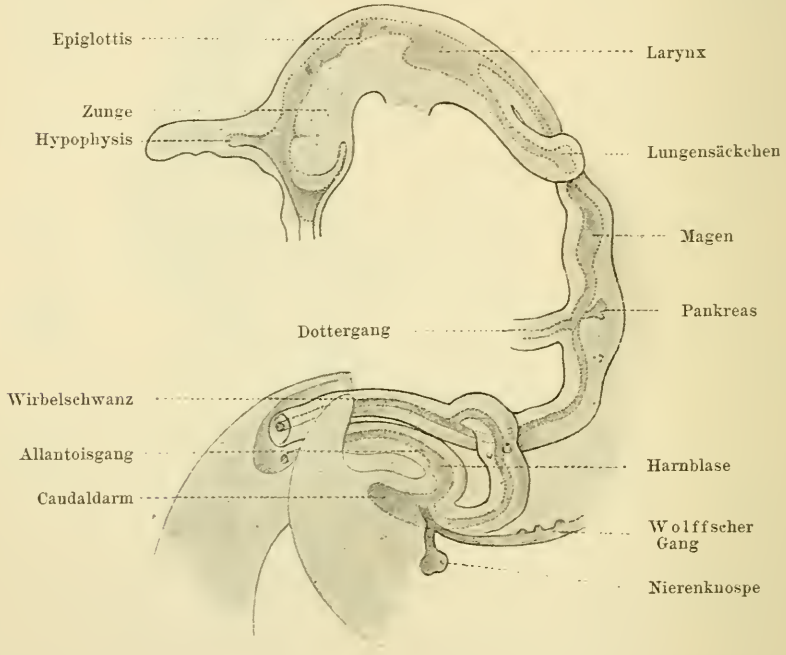


Fig. 178.

Das Darmsystem ist so dargestellt, wie es nach der Herausnahme erscheinen würde. Menschlicher Embryo, 4,10 mm Länge. 15 mal vergr. Nach His.

Der anfangs offene Mitteldarm wird bald geschlossen und das aus diesem Abschnitt des primitiven Darmsystems entwickelte Rohr bietet einfache Verhältnisse. Im Enddarm treten dagegen wieder sehr zusammengesetzte Beziehungen zu dem Urogenitalapparat hervor. Die primitive Funktion des Entoderms ist jedenfalls diejenige eines Verdauungsorgans, aber im Verlauf der Entwickelung hat das Entoderm noch andere Funktionen erhalten, wie bei den respiratorischen Vorgängen oder dem Aufbau des Urogenitalapparates.

Die Mundbucht kommt sehr weit verbreitet vor bei Wirbellosen und Wirbeltieren. Ob sie bei dem Menschen soweit reicht, als die spätere Mundhöhle, ist noch nicht sicher festgestellt, immerhin bildet sie den grössten Teil,

denn die Rachenhaut erstreckt sich bis zum Arcus glosso-palatinus (His). Bei Rachenhaut.
den Arthropoden, besonders den Crustaceen, ist das Stomadaeum von beträchtlichem Umfang. Es bildet den Kaumagen, bei den Insekten sogar den Ösophagus und den Vormagen. — Die Rathkesche Tasche gehört ursprünglich der Mundbucht an, rückt aber später in das Gebiet des Pharynx. Die Mundbucht ist beim Hühnchen schon am dritten Tage vollkommen ausgebildet. Die Rachenhaut reisst am vierten Tage ein (Kölliker).

b) Weitere Gliederung des Darmsystems in Kopf-, Vorder-, Mittel-, Becken- und Kaudaldarm.

Mit der radförmigen Krümmung des embryonalen Körpers wird nicht nur der Kopf dem Steissende genähert, sondern auch das ganze

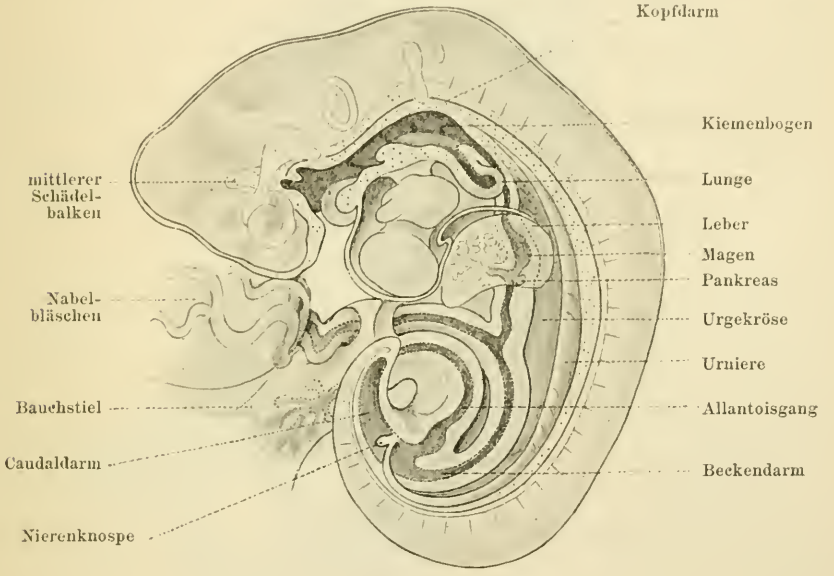


Fig. 179.
Menschlicher Embryo, 5 mm Länge. Sagittalschnitt. 15 mal vergr. Rekonstruktion. Nach His.

Darmrohr zusammengebogen. Diese Krümmung geht allmählich vor sich. Die frühere dorsale Knickung wie in (Fig. 176) (im Vollbild dargestellt in der Fig. 98, S. 169 und Fig. 122, S. 202) verschwindet, die Embryonen strecken sich zunächst gerade wie in Fig. 123, S. 203, und dann erst beginnen Nacken- und Beckenbeuge aufzutreten. Dabei nimmt der Embryo an Grösse zu, das Darmrohr wird länger und gliedert sich der Ausgestaltung des Embryo entsprechend in folgende Abteilungen: 1. in den Kopfdarm, der in dem jetzt schon deutlicher modellierten Kopf sich befindet. 2. In den Vorderdarm, aus welchem Ösophagus, Magen, Duodenum, Leber und Pankreas hervorgehen. 3. In den Mitteldarm

mit seinen später so zahlreichen Darmschlingen; dieser zeigt zunächst nur eine kleine Konvexität nach vorn und ist leicht kenntlich an dem Dottergange (Fig. 178). Aus diesem noch kurzen Darmrohr geht der unterhalb der Einmündung des Gallenganges liegende Abschnitt des Duodenum hervor, ferner das Jejunum, Ileum, das Colon ascendens, transversum und descendens und die Flexura sigmoidea. Es wächst also dieser jetzt so kurze und einfache Abschnitt zu dem komplizierten mehr als acht Meter langen Darmrohr aus. An dem Enddarm treten folgende Teile hervor: Der Beckendarm kenntlich an der Einmündung des Wolff'schen Ganges und der Nierenknospe, an dem Abgang des Allantois-

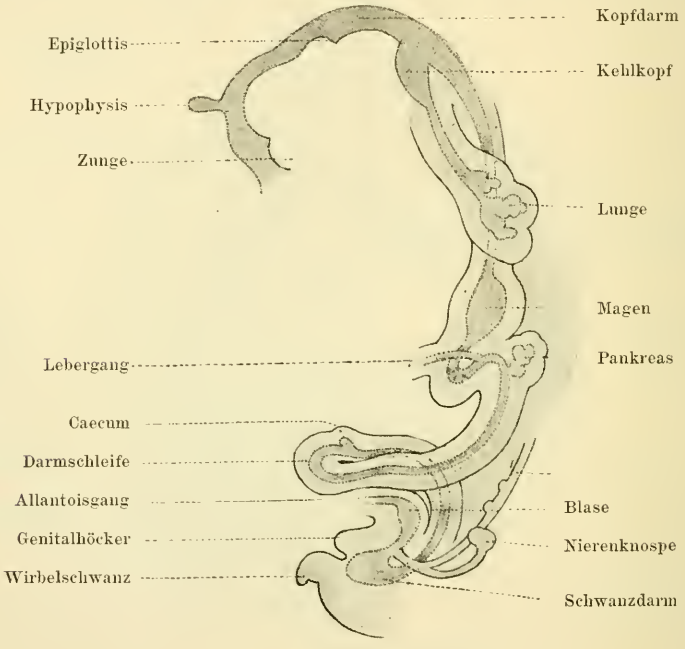


Fig. 180.
Darmsystem. Menschlicher Embryo, 12,5 mm Länge. 12 mal vergr. Nach His.

ganges aus dem die spätere Harnblase als eine spindelförmige Anschwellung erkennbar ist, und hinter der Verbindungsstelle dieser Kanäle mit dem Darmsystem der Kaudaldarm, der ventral dicht unter dem Ektoderm des Wirbelschwanzes endigt.

Ein Querschnitt durch einen menschlichen Embryo von 5 mm Länge zeigt das Darmrohr befestigt an dem Urdarmgekröse, das von der dorsalen Wand der Rumpfhöhle ausgeht (Fig. 177). Der Figur 178 steht ein Embryo im Durchschnitt (Fig. 179) gegenüber, der zwar etwas älter ist, aber sein Darmsystem, noch nahezu auf der nämlichen Entwickelungsstufe, ist in das Innere seines Körpers eingefügt. Der Vorder-

darm (Fig. 178) zeigt am Magen das erste Auftreten der kleinen und grossen Kurvatur; die Magenform ist schon deutlich entwickelt (Fig. 181), steht aber noch senkrecht, die Cardia oben, Pylorus unten, die grosse Kurvatur dorsal, die kleine ventral, wie in der Fig. 180. In Fig. 179 ist seine Lage noch hinter der Leber und diese hinter dem Herzen. An dem Duodenum wird jetzt die Abgangsstelle des Leber- und Pankreasganges unterscheidbar; es ist in Fig. 178 noch senkrecht wie der Magen, hat nur eine leichte Biegung. Das Pankreas erscheint als eine kleine Knospe oberhalb des Leberganges. In Fig. 180 lässt das Duodenum eine S-förmige

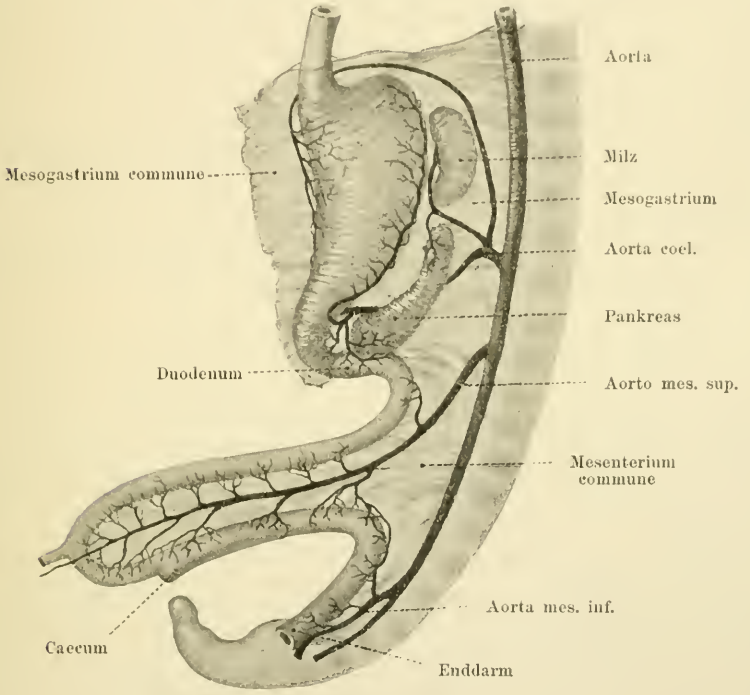


Fig. 181.
Nabelschleife und ihre Befestigung an dem Mesenterium commune. Menschlicher Embryo von 6 Wochen. Nach Toldt.

Krümmung mit der Konvexität nach rechts erkennen, doch ist die Lage noch immer nicht spezifisch menschlich, wie aus der Stellung des Leber- und Pankreasganges ersichtlich. — In Fig. 181 liegt das Duodenum quer vor dem Pylorusende des Magens. Der dicht unterhalb des Pankreas befindliche Teil wird im Erwachsenen zum absteigenden, der folgende zum unteren querliegenden Abschnitt des Duodenum. Der Mitteldarm ist in den Figg. 178 und 179 noch ein gleichmässiges Rohr, ausgezeichnet durch eine einfache Form, die in einer kurzen Biegung besteht, welche vom Dottergang in das Beckenende herabsteigt. Allantois- und Dotter-

gang sind jetzt einander genähert (Fig. 179) und in einen gemeinsamen Strang, den Nabelstrang, eingeschlossen. Bald (Figg. 180 und 181) hat sich nicht allein der Bogen des Mitteldarmes vergrössert, der als Nabelschleife bezeichnet wird, sondern das erste Zeichen einer wichtigen Gliederung tritt hervor in Form einer kleinen sackartigen Erweiterung jener Stelle, an welcher später der Blinddarm (Caecum) sich ausbildet. Caecum. Damit ist erkennbar, aus welchem Abschnitt der Darmschleife Jejunum und Ileum und aus welchem Colon ascendens und Colon transversum hervorgehen. Der sechs Meter lange Dünndarm des Erwachsenen ist um die sechste Woche nur ein leicht gekrümmter ca. 4 mm langer absteigender Schenkel der Darmschleife, der am Caecum endigt und alle Abteilungen des Colon sind vereinigt in eine kleine Darmstrecke, deren Zug nach dem Beckenende des Embryo hingeht. Das Caecum liegt noch hoch und nahe der Medianlinie, der absteigende Schenkel nach links, der rücklaufende rechts. In Fig. 181 ist die Darmschleife länger geworden und hat sich gesenkt. — An dem Enddarm ist (Fig. 180) der Wolffsche Gang und die Nierenknospe deutlich, sie münden in das obere Ende des Kaudaldarmes und zwar dessen ventralem Umfang näher gerückt. Nahe dieser Einmündungsstelle findet sich die Erweiterung des Allantoisganges zur späteren Harnblase.

Mit der Lungenanlage (Figg. 178, 179, 180) hat sich die Trennung des Darmsystems in einen Nutritions- und Respirations-Apparat eingeleitet. An diesen Vorgang schliesst sich die Ausgestaltung der Mund- und Nasenhöhle, die noch auf der Stufe des gemeinsamen Nasen-Rachenraumes sich befinden. Damit entstehen Gesicht und Hals als vordere Umgrenzung.

Kopfdarm mit Kiemenbogen und Kiemenspalten.

Der Kopfdarm. Die Zunge reicht als längliche Erhebung bis zum Beginn des Aditus laryngis (Figg. 178, 179, 180). Am vorderen Umfang springt sie halbkugelig vor, wodurch jetzt die spätere Spitze erkennbar und ein Teil ihrer unteren Fläche durch eine blindendigende Spalte begrenzt wird. An der Decke der langgezogenen Höhle des Kopfdarmes erhebt sich ein Epithelfortsatz, der den Urschädel durchsetzt und in die Schädelhöhle eindringt: der Hypophysengang (Figg. 178 und 180). An den Seitenwänden treten die Kiementaschen auf, die sich vertiefen. Das nämliche geschieht auf der äusseren Oberfläche; sie drängen das Mesoderm beiseite und begegnen sich mit den von innen kommenden Kiementaschen, bis die Ektoderm- mit den Entodermzellen sich berühren. So entstehen vier Kiementaschen. Die erste bricht wahrscheinlich für kurze Zeit durch, die übrigen öffnen sich bei dem Menschen nicht, sondern bleiben durch eine dünne „Verschlussplatte“ geschlossen.

Zwischen den vier Kiementaschen entstehen so vier Kiemenbogen an der Seitenwand des Kopfes (Fig. 182). Bei Embryonen von

etwa 4 mm Länge sind die trennenden Kiementaschen am deutlichsten. Äussere und innere sind tief eingesenkt; sie nehmen von vorn nach hinten an Länge ab. Von den Kiemenbogen ist der erste der stärkste, der letzte der schwächste. Der erste, der Kieferbogen (Mandibularbogen), bildet Skelett und Weichteile des Ober- und Unterkiefers. Er entsendet den Oberkieferfortsatz nach oben, indes der übrige Teil des Bogens — als Unterkieferfortsatz — den Mund von unten und seitlich begrenzt (Fig. 175). In ihm taucht u. a. der Meckelsche Knorpel auf. Der zweite Bogen heisst Zungenbeinbogen (Hyoidbogen). Er begrenzt die erste Kiemenspalte nach unten und liefert den Processus styloideus, das Ligamentum stylohyoideum, das kleine Horn des Zungenbeines: Gebilde, welche im Anschluss an den Reichertschen Knorpel entstehen, der in dem Hyoidbogen auftritt. Der dritte und der vierte Kiemenbogen (die Branchialbogen) nehmen mehr und mehr ab. Von aussen ist der letzte nur kurze Zeit zu sehen. Sie beteiligen sich an dem Aufbau des Kehlkopfes und anderer Teile des vorderen Halsabschnittes. In dem dritten Kiemenbogen entsteht auch noch ein Knorpelstab wie in den beiden ersten. Er ist jedoch kurz und entwickelt sich nur nach unten hin. Das grosse Horn des Zungenbeines geht daraus hervor. Dazu kommt noch ein medianes Verbindungsstück des zweiten und dritten Bogens, das den Körper des Zungenbeines herstellt.

Die Kiemenspalten bilden sich zurück mit Ausnahme der ersten. Von ihr bleibt eine äusserlich vertiefte Stelle übrig, welche allmählich dorsalwärts rückt (Fig. 189), an der Bildung des äusseren Gehörganges beteiligt ist, während ihre obere und untere Begrenzung (aus Ekto- und Mesoderm) die Ohrmuschel herstellt. Innen hilft die erste Kiementasche zur Herstellung des Mittelohres. Bei dem menschlichen Embryo von 2,15 mm Länge ist die erste Kiemenspalte schon vollkommen entwickelt, die zweite eben erkennbar. Bei dem Embryo von 3,2 mm sind drei Kiemenspalten vorhanden; bei 4—5 mm sind alle Bogen und alle Spalten entwickelt. Die vorderen Bogenenden steigen in die Höhe und hängen durch eine Membran, durch die ventrale Wand des Kopfdarmes untereinander zusammen, welche ein dreieckiges Interbranchialfeld darstellt, dessen Spitze an dem Unterkieferbogen, dessen Basis gegen das Herz gewendet ist (Fig. 182); an der Hinterfläche findet sich der Aortenbulbus, seine Teilung in die Aortenbogen und das vordere Gekröse des Herzvorhofes befestigt.

Interbranchialfeld.

Form und Grösse der inneren Kiementaschen von einem Säuger werden versinnbildlicht durch die Fig. 183, eine Rekonstruktion in 60-maliger Vergrösserung. Die terrassenartigen Ausladungen entsprechen den taschenförmigen Vertiefungen, die trennenden Einschnitte dazwischen den Kiemenbogen. Das Mittelstück, von dem die terrassenartigen Vor-

sprünge ausgehen, stellt den Ausguss des Kopfdarmes dar, der sich oben in die Rathkesche Tasche und in die Seesselsche Tasche erstreckt, dessen Verbindung mit der Mundrachenhöhle jedoch abgetragen ist. An jeder von Entoderm ausgekleideten Kiementasche ist der mittlere Abschnitt, die dorsale und die ventrale Ecke zu unterscheiden. Die erste ist die grösste, die letzte die kleinste. An der ersten und zweiten sind die dorsalen Ecken oder Spitzen besonders stark entwickelt, ebenso die ventrale Ecke der ersten Kiementasche.

Kiemenbogen und Kiemenspalten kommen durch das ganze Wirbeltierreich vor. Der Amphioxus besitzt viele Kiemenbogen, bei manchen Haien bestehen noch 8—9, bei anderen nur 7, eine noch geringere Zahl bei Knochenfischen und Amphibien. Die Bogen tragen einen Besatz von Kiemenblättchen. Die Rückbildung geht allgemein von hinten nach vorn und ergreift früher den Kiemenbesatz der Bogen als die Bogen selbst. Die geringe Zahl der Kiemen-

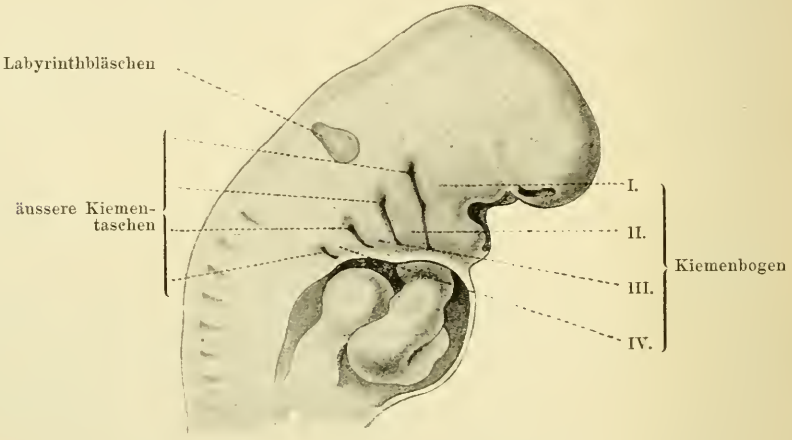


Fig. 182.
Vorderrumpf eines menschlichen Embryo von 4,2 mm Länge. 30 mal vergr. Von der Seite gesehen. Die primitive Perikardialhöhle geöffnet, der Herzschlauch sichtbar. Rekonstruktion. Nach His.

bogen und -spalten bei den höheren Tieren steht nicht bloss mit dem Verlust der Kiemen im Zusammenhang, sondern auch mit einer anderen Verwendung, nämlich für den Aufbau der Luftwege. — Der erste Kiemenbogen kann sich verdoppeln, der Oberkiefer und der Unterkiefer sind dann partiell oder ganz verdoppelt. Litteratur s. bei Windle, Journ. of Anat. and Phys. Bd. 28. 1894.

Eine spezielle Prüfung hat neuerdings ergeben, dass bei der Lacerta vivipara das erste und zweite Kiemenspaltenpaar sich in der Regel öffnen, das dritte nur selten und in späteren Stadien durchbricht, die Anlage zum vierten aber nur ausnahmsweise eine Öffnung zeigt und dass die sehr spät auftretende Anlage zu einem fünften Kiemenspaltenpaar nie zu einer offenen Kiemenspalte sich ausbildet. Bei dem Hühnchen wird in der Regel nur die erste und zweite Spalte durchbrochen; die Öffnungen des zweiten Spaltenpaares sind am grössten. Ein offenes drittes Spaltenpaar kommt nur selten zustande, die Öffnungen sind klein. Für die 4. und 5. Spalte finden sich nur Furchen. Unter 30 Em-

bryonen vom Schaf wurden nur zweimal offene Spalten gefunden, bei dem einen beiderseitig an der 1. und 2. Spalte, bei dem zweiten nur rechts ebenda. Das beim Schaf gefundene kann nicht für alle Säugetiere massgebend sein, denn Froriep hat beim Rind die ersten drei Spalten offen gefunden. Über den Menschen sind die Angaben noch nicht ausreichend. Eine direkte Beobachtung, nach der die erste Kiemenfurche eine wirklich durchgängige Spalte jederseits ist, wurde bei einem 7 mm langen menschlichen Embryo gemacht (Zimmermann). — Die Zahl der Kiemenbogen steht noch keineswegs fest. Bei Lacerta vivipara sind sicher Anlagen zu fünf Kiemenspaltenpaaren vorhanden und dazu noch Andeutung eines sechsten. Das würde also auch sechs Kiemenbogen ergeben. Bei dem Hühnchen werden fünf Kiemenspaltenpaare nachgewiesen, damit auch sechs Kiemenbogen. Bei den Säugern und dem Menschen ist noch nichts endgültig entschieden. Zimmermann erklärt bestimmt, bei dem Kaninchenembryo des elften Tages und einem menschlichen Embryo von 7 mm Länge zwischen dem Aorten- und dem Pulmonalbogen einen Arterienbogen gefunden zu haben. Er geht als ein dünnes Gefäss vom Truncus arteriosus aus und mündet in die entsprechende Aorta dicht bei dem Pulmonalbogen ein. Damit hätten wir bei dem Menschen und dem Kaninchen, wahrscheinlich auch bei dem Schaf, sechs Kiemenarterienbogen und wenigstens fünf entodermale Kiementaschen. Aussen ist der fünfte Kiemenbogen nur als eine seichte Rinne am vierten angedeutet.

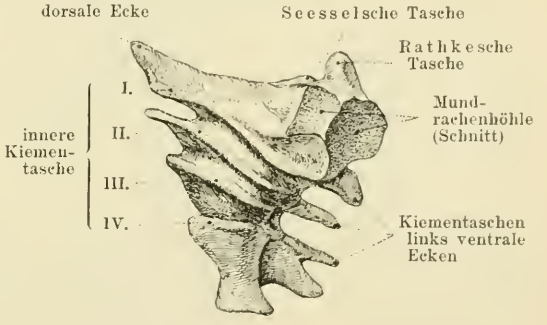


Fig. 183.

Kiementaschen, Ausguss, von der Seite gesehen. Kaninchenembryo von 10½ Tagen (5,3 mm Länge). 60 mal vergr. Rekonstruktion. Nach Piersol.

Die beiden letzten Kiemenbogen verschwinden am frühesten von der Oberfläche. Schon bald nach ihrem Erscheinen liegen sie tiefer als der Hyoidbogen. Sie bleiben auch bei der weiteren Entwickelung ihm gegenüber im Wachstum zurück und kommen später in eine kleine, dreiseitig begrenzte Grube zu liegen — Sinus praecervicalis, Hals- Operculum.
bucht (Fig. 139). Von der vierten Entwickelungswoche an beginnen sich nämlich die Branchialbogen zu verschieben. Der vierte rückt unter den dritten und dieser unter den zweiten. So ist das Verhältnis aussen. Innen an der dem Rachen zugewendeten Fläche lagert sich selbstverständlich der vierte Bogen auf den dritten und der dritte auf den zweiten. Die Halsbucht wird allmählich von dem Hyoidbogen her zugedeckt, durch einen Fortsatz, den Rathke an Hühnerembryonen gesehen, als Kiemendeckelfortsatz (Operkularfortsatz) bezeichnet und ihn mit Recht mit dem Kiemendeckel (Operculum) der Fische und Amphibien verglichen hat. Bei Säugetieren ist er viel weniger ausgebildet und bei dem Menschen kaum angedeutet. Die Halsbucht wird jedoch nicht bloss zugedeckt, sondern der hintere Rand des Hyoidbogens verwächst auch mit der

naheliegenden seitlichen Halswand; die Branchialbogen werden dadurch samt den dazu gehörigen Taschen in die Tiefe versenkt. Um die Zeit der fünften Woche wird die vordere Halsgegend streng genommen nur von dem Hyoidbogen und der Halsbucht mit den in ihr liegenden Branchialbogen äusserlich kennbar markiert.

Fisteln.

Dieser embryonale Zustand des Halses hat nicht nur ein anatomisches, sondern auch ein praktisches Interesse. An diese Bucht mit den zwei Branchialbogen und den Kiementaschen knüpft die Erklärung der sogen. branchiogenen Tumoren und der Halskiemenfisteln an. Bleibt der Verschluss aus, so kann eine meist unansehnliche Missbildung, die Fistula colli congenita entstehen. Ein feiner Gang kann nur unter die Haut, oder in den Pharynx, Kehlkopf oder die Luftröhre führen. Offenbleiben der letzten beiden Kiemenspalten führt wahrscheinlich nur zu seitlichen Kiemenfisteln. Die medianen Halsfisteln verursacht wohl die zweite Spalte, sobald ihre ventrale Ecke offen bleibt; sie können sich bis ins Innere des Zungenbeinkörpers hinein erstrecken, ja selbst durch das Zungenbein hindurch. In den Gängen findet sich oft Flimmerepithel, Cylinderepithel, ausserhalb lymphadenoides Gewebe und Muskeln. (Schlange, Arch. f. klin. Chirurgie. 1893). Ist die Halsbucht die Stätte der Fisteln, so finden sie sich am vorderen Rande des Kopfnickers und ziehen in schiefer Richtung nach innen und oben. Es entspricht dieser Verlauf genau dem Verlauf einer Fortsetzung der zweiten inneren Kiementasche, die mit der vorderen Wand der Halsbucht in Verbindung tritt. Durch die Halsfisteln wird deutlich, wie die Halsbucht in der späteren Entwickelung an die Vorderseite des Halses hinabrückt und zwar in einer Linie, welche dem späteren Vorderrande des Kopfnickers entspricht.

Der histologische Bau der Kiemenbogen ist nach dem ersten Auftreten noch sehr einfach. Sie sind aussen bedeckt von Ektoderm, innen von Entoderm, der Raum dazwischen ist von Mesoderm erfüllt. In dem Mesoderm, einem Teil des Kopfmesoderm stecken verschiedene Organanlagen, die mehr und mehr hervortreten und als Derivate der Kiemenbogen zu betrachten sind:

1. Die primitiven Aorten. Durch jeden Kiemenbogen zieht ein Aortenbogen. Es tauchen nach und nach fünf auf, zuerst die vorderen dann die hinteren. Sie verwandeln sich ganz oder teilweise in arterielle Gefässe des Kopfes und Halses.

2. Aus dem Mesoderm der Kiemenbogen gehen Muskeln hervor, sicher nachgewiesen für den Hyoidbogen; ferner

3. Knorpelbogen; im Unterkieferbogen entsteht der Meckelsche Knorpel, der die Anlage für Hammer und Ambos liefert; im Hyoidbogen der Reichertsche Knorpel mit dem Ligamentum stylohyoideum, dem Processus stylohyoideus am Felsenbein und wahrscheinlich dem Steigbügel im Mittelohr. Aus den Branchialbogen geht wohl das Skelett des Kehlkopfes hervor. Die Entstehung von Knorpelspangen in dem Mesoderm der Kiemenbogen ist ein altes Erbe, das allen Wirbeltieren gemeinsam ist. Bei den Haifischen ist die Anordnung sehr regelmässig. Die Fig. 184 zeigt die Reihe der in den Kiemenbogen erhaltenen Knorpel-

spangen, von denen die ersten vier in der Organisation von Hals und Kopf der höheren Tiere Verwendung fanden, während die folgenden zurückgebildet wurden oder in andere Bildungen übergingen, die zur Zeit noch nicht festgestellt sind. Kopf- und Kiemenregion sind gross und auffallend, die Riechgrube, die Hirnblasen, das Labyrinthbläschen sind an dem kleinen, noch völlig durchsichtigen Embryo deutlich zu sehen, ebenso der grosse Anteil der Kiemenbogen als Stützgerüst des Kopfdarmes.

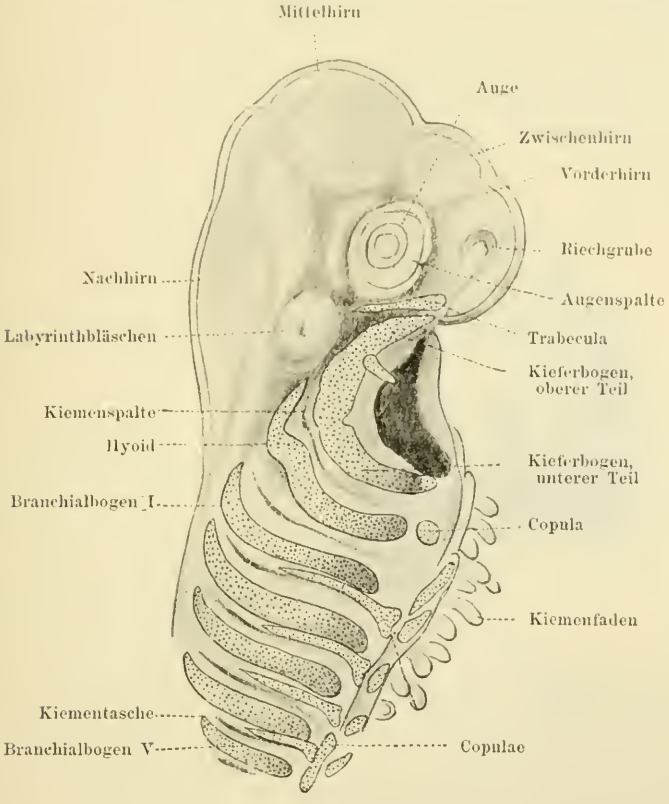


Fig. 184.

Kopf eines Embryo vom Hundshai (Scyll. can.) von 2 cm Länge mit den im Innern der Kiemenbogen liegenden Knorpelbogen. 60 mal vergr. Von der Seite gesehen. Nach Parker.

Sieben Kiemenspalten führen aus dem Innern nach aussen, und ebenso viele Kiemenbogen geben die Grundlage für den visceralen Teil des Schädels; in jedem findet sich eine knorpelige Spange. Die ersten beiden Bogen haben Verbindungen mit dem Schädel, die übrigen bieten stets eine Gliederung in mehrfache Abschnitte, zu denen schliesslich die unpaaren Verbindungsstücke — Copulae kommen. Nächst dem Mesoderm der Kiemenbogen ist das Entoderm der Kiemenspalten der Aus-

gangspunkt von wichtigen Organen der vorderen Halsgegend, so der Glandula thyreoidea, der Thymus, der Intercarotidendrüse[1]).

c) Entwickelung des Gesichtes mit Hülfe des Stirnfortsatzes und des ersten Kiemenbogens.

Der Eingang in die Mundbucht ist umgrenzt nach oben von dem Stirnwulst, seitlich von dem Oberkieferfortsatz, nach unten von dem Unterkieferbogen (Fig. 175). Diese letzteren Teile sind paarig und stellen zusammengenommen den ersten Kiemenbogen her. Der Stirnwulst erscheint auf den ersten Augenblick unpaar, allein es ergiebt sich später, dass auch er symmetrisch angelegt ist. Diese einfache Umgrenzung der fünfeckigen Mundöffnung wird zunächst wesentlich abgeändert durch den Stirnfortsatz, der von dem Stirnwulst gegen den Unterkieferbogen herabwächst und sich zwischen die Oberkieferfortsätze hineindrängt (Fig. 185). Dabei verlässt gleichzeitig die paarig angelegte Riechgrube, welche am Umfang des Vorderschädels liegt, diesen Platz und rückt mit dem Stirnfortsatz nach abwärts. Der Stirnfortsatz verleiht in seiner Ausbildung dem Gesicht zunächst ein seltsames Aussehen. Der untere Rand zerfällt durch die Riechgruben jederseits von der Mittellinie in zwei Fortsätze, die Nasenfortsätze. Der eine liegt

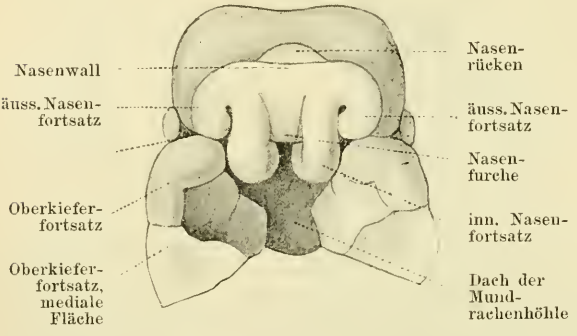


Fig. 185.

Menschlicher Embryo. Kopf von vorn, Mundrachenhöhle geöffnet durch Wegnahme des Unterkieferbogens. Rekonstruktion. Nach His.

Nase. medial von der Riechgrube, der andere lateral. Die beiden medialen sind länger und durch einen Einschnitt, die Nasenfurche, getrennt; sie trägt viel dazu bei, dass diese Teile nüsternartig vorspringen. Bald nähern sich die medialen Nasenfortsätze, stellen nach ihrer Vereinigung eine erst breite, dann immer schmäler werdende Nasen-Scheidewand zwischen den Riechgruben her und erstrecken sich in die Mundrachenhöhle hinein. Sie verlieren sich an dem Dach derselben. Die medialen Nasenfortsätze bilden überdies die medialen Teile der Oberlippen und

[1]) Rathke in Isis von Oken. S. 1100. 1825. Huschke, ebenda. 1826 u. 1827. Reichert in Müllers Arch. S. 120. 1837. His, Arch. f. Anatomie. 1881. Born, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22. 1883. Mall, F. P., Arch. f. Anat. 1887. Zimmermann, Anat. Anz. 4. Jahrg. 1889. Hoffmann, C. K., Arch. f. mikr. Anat. 1884. van Bemmelen, l. c. Liessner, Morph. Jahrb. Bd. 13. 1888. Parker, W. K., Transactions Zool. Soc. London. Vol. 10. 1879.

den Zwischenkiefer, wie aus der Fig. 186 hervorgeht. Während der Stirnfortsatz unten in einer auffallenden Weise zerklüftet ist, bleibt er oben und aussen einheitlich. Ein quer liegender Wall umfasst oben die Nasenfortsätze, aus ihm wird die Nasenspitze, die jetzt noch breit auseinandergelegt ist. Die kurze Strecke von dem Nasenwall bis zum Vorderkopf ist die Grundlage des Nasenrückens (Figg. 185 und 186).

Die Verwendung des Walles zur Bildung der Nasenspitze giebt einen guten Anhaltspunkt, um die bedeutenden Verschiebungen zu verstehen, welche die ebengenannten Teile erfahren müssen, damit daraus eine menschliche Nase werde. Durch Verlängerung des Nasenrückens steigt nämlich diese Kante allmählich herab, die vorderen Öffnungen der Riechgruben folgen, und der Raum, welchen äusserer und innerer Nasenfortsatz in der Tiefe umschliessen, wird in je einen Nasengang umgewandelt (Fig. 186). Durch diese Änderung der Lage treten die oberflächlichen Riechgruben in Verbindung mit dem Mundrachenraum. Es ist jetzt eine seichte Rinne entstanden.

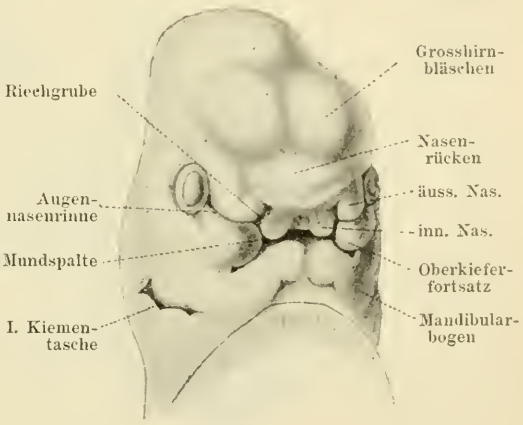


Fig. 186.

Kieferbogen in weiterer Ausbildung. Kopf. Menschlicher Embryo von 13,7 mm Nackenlänge. Eingang in die Mundrachenhöhle. Rekonstruktion. Nach His.

Zu diesen Teilen der embryonalen Nase kommt nun der Oberkieferfortsatz des Mandibularbogens von der Seite gegen die Mittellinie heran, um das Obergesicht bilden zu helfen. Dieser Oberkieferfortsatz (Fig. 186) zieht dem unteren Rand des gross gewordenen, lateralen Nasenfortsatzes entlang als ein dreiseitiger mesodermaler Höcker und erreicht mit seiner abgerundeten Spitze dann den medialen Nasenfortsatz, aus dem Oberlippe und Zwischenkiefer entstehen. So lange die Verwachsung noch nicht erfolgt ist, besteht jetzt der embryonale Mund aus einer verzweigten Spalte:

1. Eine Vertiefung führt zwischen die inneren Nasenfortsätze (Fig. 186).
2. Eine „Nasenrinne“ führt aus der Mundöffnung in die Riechgrube.
3. Eine Augen-Nasenrinne führt von der Mundöffnung bis zum Augapfel (Figg. 185 und 186).
4. Eine kurze Spalte bildet weit zurückgreifend den äusseren Mundwinkel.
5. Eine seichte Furche dringt zwischen die beiden Mandibularbogen ein (in der Medianlinie) (Fig. 186).

Die eben erwähnte Art der Gesichtsbildung kann bei Sauropsiden und Säugern in völlig befriedigender Weise studiert werden. Die oben genannten Teile kommen auch bei Vögeln vor. Nach dreitägiger Bebrütung erscheinen die Riechgruben, nach fünftägiger Bebrütung sind Nasenrinne, Augennasenrinne, Stirn, medialer und lateraler Nasenfortsatz, Oberkieferfortsatz und Mandibularbogen leicht zu unterscheiden, weil alle Einzelnheiten verhältnismässig gross sind. Wie altererbt manche dieser Durchgangsstufen bei den höheren Tierformen sind, lehrt ein Blick auf die Mundbildung bei den Selachiern. Die Nasenrinne ist bei ihnen namentlich als dauernder Zustand vorhanden. Die Riechgruben liegen umgeben von Knorpelkapseln. Tiefe Rinnen, die von Hautfalten mit Muskeln begrenzt werden, führen zu der vorderen Begrenzung des Mundes in einiger Entfernung von den Mundwinkeln hin. In der ersten Entwickelungsperiode dieser Organe existieren aber wie bei Säuger und Mensch nur Riechgruben, welche noch mit der Mundspalte nicht zusammenhängen (Fig. 188). Der Eingang zu den noch kleinen Nasenkapseln ist von einem medialen und lateralen Nasenfortsatz umgeben. Die Gruben liegen dort, wo sie sich bei ihrem ersten Auftreten auch noch bei den Embryonen der höchsten Wesen finden (vgl. Fig. 175). Von dem Mesoderm des Vorderkopfes ragt ein kleiner Stirnfortsatz herab; er drängt sich zwischen den Oberkiefer und bildet einen Teil der Oberlippe. Die Mundöffnung, queroval, gross, führt in einen Raum, der mit dem Mundrachenraum der Embryonen der höheren Tiere homolog ist. Die Mundöffnung wird bei dem Haifischembryo wie dort bei dem Säuger von dem ersten Kiemenbogen + Stirnfortsatz hergestellt, wie die Vergleichung ergiebt (Fig. 188). In dem Mesoderm des Ober- und Unterkiefers liegt der obere und untere Teil des ersten knorpeligen Kieferbogens. Aus der oberen Spangenhälfte des Oberkieferfortsatzes geht der Ober-, aus der übrigen der Unterkiefer hervor (Fig. 184). An den ersten Kiemenbogen schliesst sich ein Hyoidbogen an und dann folgen die übrigen, welche die vordere Medianlinie nicht mehr erreichen, wie der erste, weil sie kürzer sind und dabei in die Höhe steigen. Auch darin gleichen ihnen die Kiemenbogen höherer Tiere. Zwischen ihren medialen Enden liegt deshalb hier wie dort eine nach oben verjüngte Fläche, das Interbranchialfeld. Dieses embryonale vordere Halsdreieck ist vorn glatt, hinten uneben, denn die Kiemenbogen laufen dort allmählich aus und der Bulbus aortae entsendet von dort aus seine Gefässbogen. Mit der Entstehung des Gesichtes des Menschen erfolgt gleichzeitig jene des Thränennasenkanales. Er geht aus der Augennasenrinne hervor (Fig. 186). Seine Anlage beginnt also schon sehr frühe.

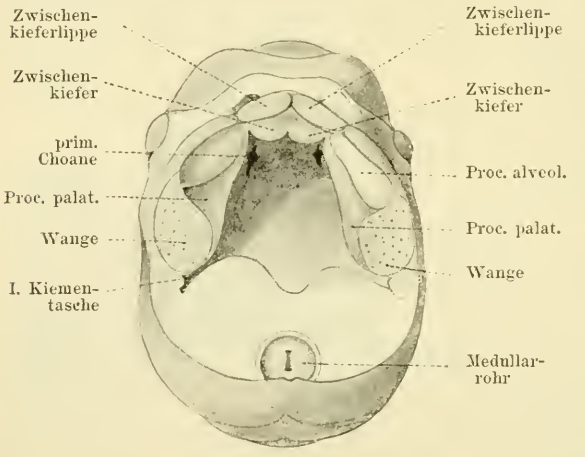


Fig. 187.

Die Mundrachenhöhle mit der Anlage des Zwischenkiefers von unten gesehen. Menschlicher Embryo von 8 Wochen. 6 mal vergr.

Von den in den Figuren dargestellten Entwickelungsstufen des Gesichtes aus werden manche Eigenschaften teratologischer Bildungen leicht verständlich. Alle oben erwähnten Rinnen können bei Hemmungsbildungen des Gesichtes offen bleiben. Das Offenbleiben der mittleren Rinne zwischen den medialen Nasenfortsätzen führt zu der medianen Lippenspalte. Das Offenbleiben der Nasenrinne zu der seitlichen Lippenspalte. Die Augennasenrinne kann ebenfalls klaffend bleiben und zu einer senkrechten Wangenspalte führen. Die als Mundwinkel bezeichneten Abschnitte können ihre Ausdehnung behalten und zu einer horizontalen Wangenspalte, Makrostoma, führen. Lippenspalte.

Die folgende Entwickelungsperiode menschlicher Embryonen zeigt, in welcher Weise die einzelnen Bestandteile des Gesichtes Verwendung finden. Die Fig. 189, das Gesicht eines menschlichen Embryo aus der

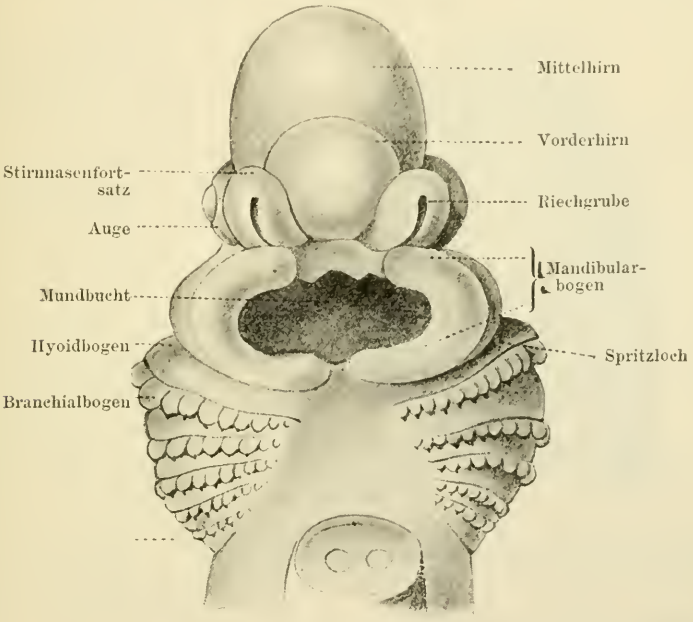


Fig. 188.
Embryo vom Pristiurus, 8 mm Länge, von vorn. Eingang in den Rachen. 20 mal vergr. Nach Parker.

achten Woche, giebt für all das, was äusserlich bemerkbar ist, folgende Anhaltspunkte:

Der Nasenwall wird zur Nasenspitze, sobald der Rücken der Nase sich verlängert. Der laterale Nasenfortsatz giebt den Nasenflügel, die medialen Nasenfortsätze sind mit einander verwachsen zu dem Septum narium und der mittleren Oberlippe. Diese besteht demnach jetzt aus vier Teilen: zwei mittleren und zwei seitlichen, letztere von den Ecken der Oberkieferfortsätze gebildet. Die Nasenrinne wie die Augennasenrinne sind durch Verwachsung der sich berührenden Teile verschwunden.

Die Anlage des Unterkiefers liefert nicht bloss den Knochen, sondern auch die Weichteile, vor allem auch die Unterlippen. Sie sind paarig und die kleine Rinne, welche bisweilen bemerkbar, ist der Hinweis auf bilateral symmetrischen Aufbau aus dem Unterkieferbogen. Der Entstehung der Oberlippe aus vier Teilen, wovon zwei den medialen Nasenfortsätzen und zwei den Oberkieferfortsätzen angehören (Fig. 189), wurde schon gedacht, jedoch nur von der Gesichtsfläche aus geschildert. Die Trennung der Lippen innen von dem Mesoderm des Unter- und Oberkieferfortsatzes, geschieht durch eine Wucherung des Epithels, das allmählich in die Tiefe dringt und eine Lamelle des Mesoderm, die Lippen- und Wangenhaut von der dahinter liegenden (dorsalen) Masse trennt, in der Knochen und Knorpel auftauchen. Anfangs besteht also keine Trennung. Die Wucherung des Epithels gleicht auf dem Durchschnitt einem Zapfen. In der Umgebung des harten Gaumens wie des freien buccalen Unterkieferrandes bildet sich allmählich eine tiefe Furche aus, in der Weise, dass die mittlere Zone der Epithelien zerfällt und so die Befreiung der Lippen und Wangen durch eine Lippenfurche erfolgt. Damit ist einerseits das Vestibulum oris hergestellt und andererseits der Zahnwall — als freier Rand des Ober- und Unterkieferbogens (siehe ferner S. 260).

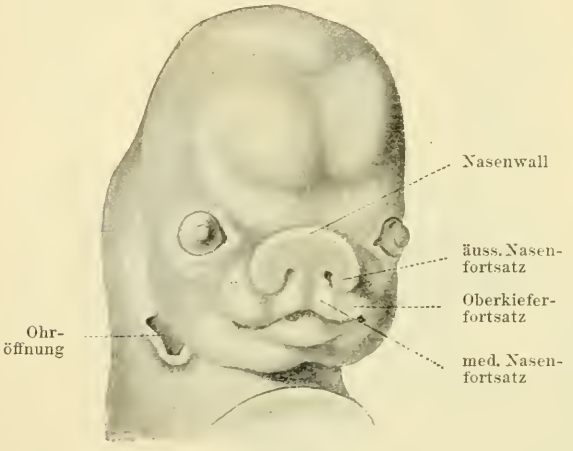


Fig. 189.
Vereinigung der Nasenfortsätze mit dem Oberkieferfortsatz. Menschlicher Embryo von 8 Wochen. Nach His.

Unterkiefer. Die Unterkieferanlage besteht anfangs nur aus Mesoderm, aussen und innen bekleidet von Epithelien. Der Meckelsche Knorpel tritt erst im dritten Monat auf, eines jener lehrreichen Beispiele abgeänderten Entwickelungsganges höherer Formen. Bei dem Selachier erscheint (Fig. 184) der Knorpel sehr früh als Skelettstück des Kopfes, er bleibt das ganze Leben als Mandibularknorpel erhalten und erhält einen reichen Besatz von Zähnen, die sich beständig erneuern Bei dem Menschen erscheint dagegen der knorpelige Unterkieferbogen im Inneren des Mesoderm spät, der Knorpel hat in seinem distalen Teil nur eine kurze, vorübergehende Existenz, er trägt niemals Zähne, sondern der spätere Belegknochen, der Unterkiefer der Anatomie verdrängt ihn umklammernd und durchbrechend und dieser neue Unterkiefer wird der Träger der Zähne. Der proximale Teil des Mandibularknorpels erhält bei den Haien eine Verbindung mit dem Oberkiefer, bei den höheren Formen setzt sich aber das Homologon des

Mandibularknorpels der Fische, der Meckelsche Knorpel in das Mittelohr fort, und baut Hammer und Amboss auf. Es ist eines der interessantesten Kapitel der vergleichenden Anatomie, den Mandibularbogen und die Vielseitigkeit seiner Verwendung in der aufsteigenden Reihe der Tiere zu verfolgen. Die Anlage des Unterkiefers kann ausbleiben, Fehlen des Unterkiefers heisst Agnathie. Agnathie; es ist dann lediglich die obere Hälfte des ersten Kiemenbogens zur Entwickelung gelangt und also nur der Oberkiefer vorhanden. Höchst selten ist die Verdoppelung der Anlage des Unterkiefers, wobei der Mandibularbogen in seiner unteren Hälfte doppelt angelegt wurde. An der Unterlippe sind mediane Lippenspalten beobachtet worden, ein Zeichen getrennter Anlage der Unterlippe. Bleibt der Stirnfortsatz und die beiden Oberkieferfortsätze rudimentär, so entsteht Mangel des Obergesichts. Der Zustand heisst Aprosopie (*Πρόσωπον*, Gesicht). Die Augen-Nasenspalte des Embryo setzt sich dem medialen Umfang des Augapfels entlang noch fort, indem sie sich dort gabelig teilt (Fig. 186). Dort können Dermoidcysten entstehen und zwar an dem inneren und äusseren Augenwinkel und an der Nasenwurzel. Die Entwickelungsgeschichte des Gesichtes klärt viele Eigentümlichkeiten der angeborenen Lippenspalten auf, nicht alle, weil die primäre Störung von der späteren Ausbildung wesentlich beeinflusst wird. Die Spalten können einseitig oder doppelseitig sein. Mediane Spalten sind nur gefunden, wenn der Stirnfortsatz rudimentär entwickelt ist. Die seitlichen Spalten beruhen auf einer unvollständigen Vereinigung des Oberkieferfortsatzes mit dem medialen Nasenfortsatz. Sie fallen in die Linie von den Nasenlöchern senkrecht zur Mundspalte. Man muss voraussetzen, dass bald der Oberkiefer-, bald der Nasenfortsatz und bald beide gleichzeitig an der Entstehung solcher Spalten beteiligt sind, überdies bald nur die Lippenteile, oder auch die tieferen Partien. Unerklärt ist das Überwiegen der linksseitigen Lippenspalten, wie denn überhaupt die Hemmungsbildungen links häufiger sind, rechts dagegen die Bildungsexcesse (überzählige Finger und Zehen). Aprosopie.

Bei Embryonen von 4 cm und $4^1/_2$ cm Scheitelsteisslänge ist der Meckelsche Knorpel noch unverändert. Bei 6,5 cm Scheitelsteisslänge wird er zuerst im Bereich des zweiten Schneidezahnes durch einwucherndes Markgewebe zerstört: die Knorpelzellen und -höhlen vergrössern sich, die letzteren werden eröffnet, gehen zu Grunde, Markgewebe mit Gefässen und Osteoklasten dringen ein. Aber die Zerstörung geht langsam vor sich, und noch bei Föten von 15—18 cm Scheitelsteisslänge kann man Spuren finden (Henneberg B. Diss. Berlin 1894). Bei Föten von 11 cm wird der Meckelsche Knorpel insofern eine Strecke doppelt, als sich ein dünner Strang abschnürt. Beide Stücke können durch Knochen getrennt sein (Masquelin, Bull. Acad. roy. Belgique 1878. T. 45). Vom zweiten Milchmolar steigt der Meckelsche Knorpel zu dem Processus condyloideus empor und dann von hier aus höher zum Mittelohr durch die Fissura petro-tympanica (Glaser).

d) Der Hals.

Der Hals der menschlichen Embryonen tritt zuerst an der dorsalen Rumpfseite auf in Form der acht Urwirbel des Halses. An der Seitenfläche gehört dazu der Hyoidbogen und die beiden Branchialbogen (die letzteren auch als dritter und vierter Kiemenbogen gezählt). In dem Bereich der ventralen Fläche liegt der Kopfdarm und vor ihm das embryonale Herz, sei es, dass Hals und Kopf noch gerade aufgerichtet sind, wie

in Fig. 175 bei dem Embryo von 4,2 mm Länge, oder dass sie nach abwärts gebogen sind, wie bei dem radförmig zusammengekrümmten Embryo von 7,5 mm, dessen Abbildung folgt samt dem Durchschnitt eines Embryo derselben Körperform (Figg. 190 und 191). Die acht Urwirbel des Halses bilden bei der letzterwähnten Körperform einen stark gekrümmten Bogen, der sich von der Nackenbeuge bis zur Rumpfbeuge erstreckt. Der Vorderrumpf und an diesem Hals und Kopf sind bei Embryonen von 5—7 mm Länge bedeutend in der Entwickelung vorgeschritten, während der Hinterrumpf noch mangelhaft ausgebildet ist. Zu den Urwirbeln des Halses sind jetzt acht symmetrisch angeordnete Halsnervenpaare, Neurotome hinzugekommen, von denen bekanntlich vier zur Bildung des oberen und vier zur Bildung des unteren Halsgeflechtes verwendet werden. Ventral von den Urwirbeln des Halses und den Neurotomen verläuft gekrümmt ein ansehnlicher Teil des Kopfdarmes samt der Lungen-, Magen- und Leberanlage und liegt das stark vorgewölbte Herz. Wie bei dem Erwachsenen, dessen Kopf sich zur Brust senkt, scheint ein Hals bei der Betrachtung von vorn zu fehlen, und dennoch sind die einzelnen Teile mehr oder weniger zusammengeschoben vorhanden. Bei dem Embryo (Fig. 191) sind im Vergleich mit dem Erwachsenen noch mehr Organe in dem Bereich des Halses vorhanden, freilich von fast mikroskopischer Kleinheit, denn der Hals besitzt jetzt durch die Lage des embryonalen Herzens eine ganz andere Zusammensetzung, als er später aufweist; es wird samt den benachbarten Organen verschoben, sobald sich der Kopf aufrichtet. Einige rücken hinauf und gehören dann ausschliesslich ihm an, wie der Kopfdarm; andere rücken in den Brustkorb hinab, wie das Herz; einige Organe des Halses des Fötus und Neugeborenen, wie der Kehlkopf, die Thyreoidea, die Thymus und der Ösophagus kommen erst später zur Entwickelung. Die Nervenstämme werden lang, ebenso die Arterien und Venen, die Muskeln bilden sich aus und durchziehen und füllen das Verbindungsglied zwischen Kopf und Rumpf.

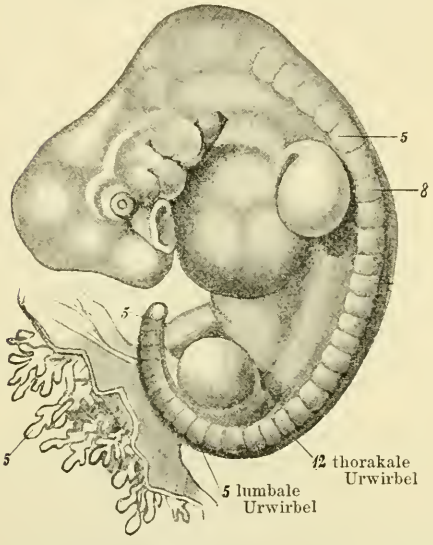


Fig. 190.

Menschlicher Embryo von 4 Wochen mit etwa 35 Urwirbeln. Länge 7,5 mm. Nackensteisslänge. An der Nabelschnur hängt eine Partie Chorionzotten und Serosa. 8 mal vergr. Nach His.

Ein Blick auf die beiden sich gegenüberstehenden Figuren lehrt den Bau des Halses bei dem Embryo in der Hauptsache erkennen, und die Erinnerung an das betreffende Kapitel der systematischen Anatomie lehrt den Unterschied im reifen Zustand.

Als Grenze des embryonalen Halses hat in allen Fällen einerseits der untere Rand des ersten Kiemenbogens zu gelten, der in der Hauptsache den Rand des späteren Unterkiefers andeutet und andererseits eine Linie, welche durch den achten Urwirbel geht, der dem siebenten Halswirbel des Erwachsenen entspricht. Die letztere Linie trifft das primitive Zwerchfell (Septum transversum). An der Seite dieses Halses befindet sich von aussen gesehen bei dem Embryo von 7,5 mm der

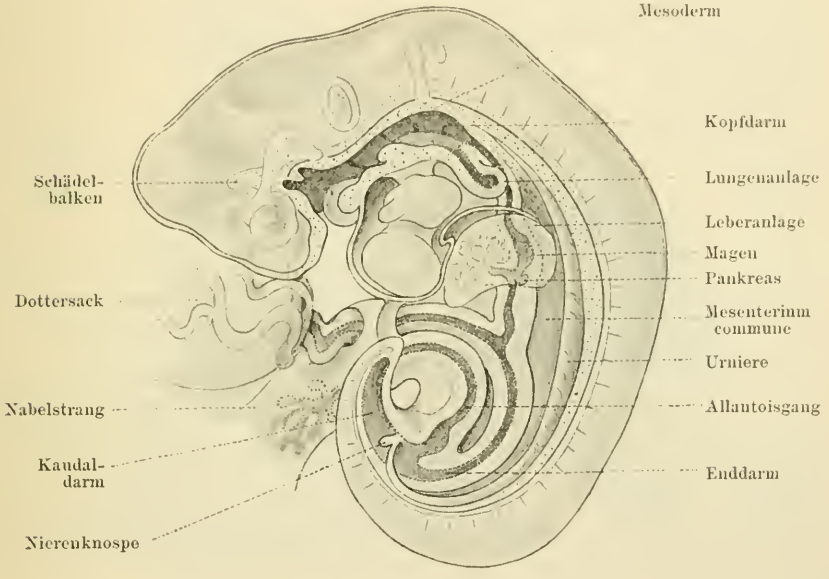


Fig. 191.
Darmsystem. Menschl. Embryo von 5 mm Länge. 15 mal vergr. Rekonstruktion. Nach His.

Hyoidbogen, der dritte und vierte Kiemenbogen und die obere Extremität noch zu einem ansehnlichen Teil (Fig. 190); sie verlässt später diesen Platz und wandert kaudal. Aus dem Hyoidbogen entsteht die Haut des Halses sowie das Platysma myoides. Der Sinus praecervicalis verschwindet.

Die Veränderungen, die sich abspielen, sind im einzelnen noch nicht verfolgt und es bestehen selbst über die Auffassung des embryonalen Halses als solchen noch Meinungsverschiedenheiten. Doch ist folgendes sichergestellt. In dem Bereich der oben bezeichneten Halsgrenze liegen der 3., 4. und 5. Aortenbogen, die letzten Hirnnerven, als Vagusgruppe in der Anatomie bekannt, nämlich: Acustico-facialis, Glossopharyngeus, Vago-Accessorius und der Hypoglossus. Die nach abwärts wandernden Eingeweide wie das Herz, der Magen und die Leber nehmen den Vago-Accessorius mit sich, und das

Zwerchfell einen Nerven des Halses, den Nervus phrenicus. Der Plexus cervicalis superior des Erwachsenen spiegelt in seinem Verlauf den Grad der Verschiebungen am Hals. Alle sensibeln Zweige verlassen die tiefe Halsschichte an dem hinteren Rande des Kopfnickers und zwar in der Mitte seines Verlaufes. Von dort aus ziehen sie als Occipitalis minor, Auricularis magnus, Subcutaneus colli medius und inferior und als Supraclaviculares herab und hinauf. Man darf vermuten, dass die embryonale Austrittsstelle der erwähnten Nerven an der Halsbucht liege und zwar an ihrer hinteren Ecke und dass der Kopfnicker bei seiner Entstehung die Grube zudeckt, ohne den vorderen Winkel, die Lieblingsstelle für Kiemenfisteln, völlig in solchen Fällen zu verschliessen.

His, Anatomie menschlicher Embryonen. 3. Bd. S. 123; und Arch. f. Anat. 1886. — Rabl, Prag. med. Wochenschr. Nr. 52. 1886; Anat. Anz. Nr. 8. — Froriep, Arch. f. Anat. 1885.

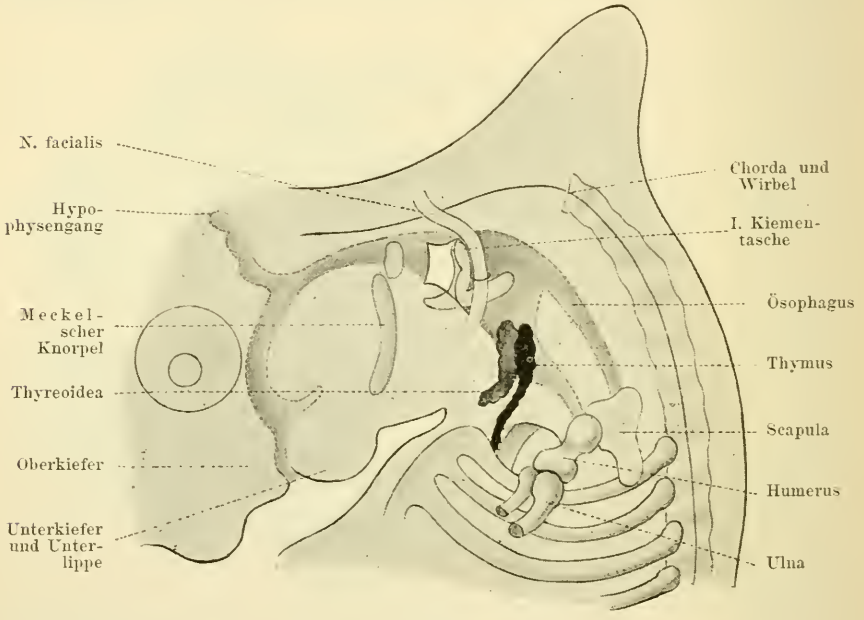


Fig. 192.

Mundrachenhöhle. Menschlicher Embryo von 13,8 mm Länge. Rekonstruktion. Nach His.

c) Entwickelung der Mundhöhle.

Die von Ektoderm ausgekleidete Mundbucht wird mit dem Durchbruch der Rachenhaut zunächst in eine Mundrachenhöhle verwandelt. Sie stellt einen schmalen Raum dar, der nach hinten in den Ösophagus übergeht, der Biegung des Kopfes entsprechend gekrümmt ist, als Dach die Hirnkapsel über sich hat, als Boden den gewölbten Zungenrücken (Fig. 192) und an den Seitenwänden die Innenfläche des ersten Kiemenbogens besitzt. Die vordere Grenze liegt zwischen der primitiven Ober- und Unterlippe, die hintere Grenze an dem Eingang in die erste Kiementasche. Noch fehlt jede andere Begrenzung wie das Zäpfchen oder die Arcus glosso- und pharyngo-palatini; auch fehlt noch der

harte Gaumen. Das Dach der Mundrachenhöhle zeigt schon bei Embryonen von 5 mm Länge und noch längere Zeit den Hypophysengang, der (Fig. 192) durch das Mesoderm der Schädelbasis bis zu dem Zwischenhirn vordringt, wobei er sich anfangs in den mittleren Schädelbalken einbohrt[1]). Für die Herstellung des Gaumens, der die Trennung Gaumen der Mundhöhle von der Nasenhöhle zustande bringt, kommen folgende Teile in Betracht: 1. Die Fortsetzung der medialen (inneren) Nasenfortsätze; 2. die dazwischenliegende Nasenfurche; 3. die seitlichen Nasenfortsätze. An die hintere Fortsetzung der letzteren tritt der Oberkieferfortsatz heran und verwächst mit ihm. Die inneren Nasenfortsätze bilden einerseits den mittleren Abschnitt der Lippen und dazu den Zwischenkiefer, der unmittelbar hinter der Lippe sich befindet. Die inneren Nasenfortsätze erstrecken sich, wie aus der Fig. 185 hervorgeht, in das Dach der Mundrachenhöhle hinein. Durch rasche Vergrösserung nähern sie sich, die Nasenfurche schwindet und wenige Tage später findet sich hinter der Oberlippe ein halbmondförmiger Streifen, der in der Mitte am stärksten ist und seitlich, gegen den Oberkiefer hin sich verschmälert. Dieser halbmondförmige Streifen ist der primitive Zwischenkiefer, der bereits mit dem Oberkieferfortsatz verbunden ist, jedoch ist die Grenze noch deutlich erkennbar. Der Mittellinie entsprechend zeigt eine Rinne die Verwachsungsstelle der inneren Nasenfortsätze (Fig. 187), wodurch die beiden symmetrischen Hälften des embryonalen Intermaxillare entstanden sind. Die Rinne befindet sich dort, wo später die Sutura interincisiva erscheint. Überdies taucht später (12. Woche, Fig. 193) beiderseits eine dunklere Linie auf, welche vielleicht auf eine Zusammensetzung des Intermaxillare aus zwei Teilen hindeutet.

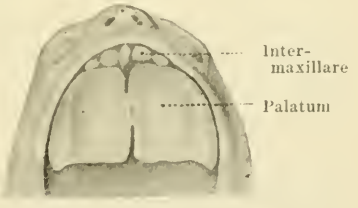


Fig. 193.
Menschlicher Embryo, 12. Woche. Ansicht des harten Gaumens nach Wegnahme des Unterkiefers.

Zu dem Abschluss der Mundhöhle von der Nasenhöhle sind die Gaumenplatten notwendig, die nach früherer Darstellung, anfangs unbedeutend, eine ansehnliche Kluft noch einige Zeit zwischen sich aufweisen (Fig. 187). Sie schliessen sich an den Zwischenkiefer an als zwei Leisten, welche vom unteren Rand des Oberkieferfortsatzes jederseits ausgehen (Fig. 187), nach der Medianlinie hinwachsen, sich treffen und verwachsen. Vorn zeigt eine Rinne und hinten eine Raphe die Stelle der Vereinigung noch in späterer Zeit des Fötuslebens. Wenn die Verknöcherung beginnt, entsteht die Sutura palatina der Processus palatini, das dauernde Zeichen der symmetrischen Anlage. Die Gaumenplatten

[1]) Vergleiche die Figg. 178 und 179, S. 314 und 315.

enthalten gleichzeitig das Material für die Entstehung des weichen Gaumens. Anfangs lassen sie die ursprüngliche Decke der Mundrachenhöhle noch erkennen (Fig. 187). Zwischen dieser embryonalen Gaumenspalte sind die schlitzförmigen Nasenöffnungen sichtbar, welche weit nach vorn liegen. Eine rundliche, unpaare, dunkle Stelle zeigt etwas weiter rückwärts die Abgangsstelle des Epithelzapfens an, aus dem der vordere Abschnitt der Hypophysis entsteht. Mit der Verschmelzung der Gaumenplatten im Beginn des dritten Monats sind Mundhöhle und Nasenhöhle hergestellt worden, der grosse Raum, der früher vorhanden war, ist jetzt in zwei übereinander liegende Etagen getrennt. An der Grenze von Zwischenkiefer und Gaumenplatten erhält sich aber bei den meisten Säugetieren ein kleiner Gang, Nasengaumengang (Stenson) einige Zeit offen. Durch ihn kann man mit einer Sonde aus der Nasenhöhle in die Mundhöhle gelangen. Bei dem Menschen schliesst sich dieser Gang noch während des embryonalen Lebens, doch erhält sich an der entsprechenden Stelle eine von Bindegewebe, Gefässen und Nerven bestehender Strang. Bei dem Erwachsenen findet sich nach der Maceration an derselben Stelle der Canalis incisivus der Osteologie. Der Kanal ist nasalwärts doppelt vorhanden, an der Gaumenfläche besteht aber in der Regel ein unpaares Foramen incisivum. In der Nähe der Nasenmündung dieser Kanäle findet sich auch das Jacobsonsche Organ (siehe über das letztere in dem Abschnitt Sinnesorgane).

Aus den hintersten Strecken der Gaumenplatten gehen lateral die Arcus palato-pharyngei hervor; aus den medialen Partien der weiche Gaumen und das Zäpfchen, Uvula. Die Anlage des Zäpfchens ist deshalb doppelt; es entsteht bei Föten von 4,2—4,5 cm Scheitelsteisslänge. Der weiche Gaumen liegt bei seiner Entstehung noch in derselben Ebene wie die Gaumenplatten, auf welchen die Raphe als eine leichte Kante ausläuft. Die hintere Grenze des weichen Gaumens bildet eine Bogenlinie mit mehrfachen Vorsprüngen. Zwei, durch einen medianen tieferen Einschnitt getrennte Vorsprünge stellen die noch gespaltene Uvula vor. Bei Föten von 7,3 cm Scheitel-Steisslänge sind die Unregelmässigkeiten des freien Randes geschwunden und nur die breite Uvula bildet einen Vorsprung; ihre ursprüngliche Duplizität ist aber noch deutlich zu erkennen.

Gaumenfalten.

Bei Föten von $5^1/_2$ cm Scheitel-Steisslänge ist der vordere und seitliche Teil des harten Gaumens durch 5—7 Leisten ausgezeichnet, welche regelmässig, auf jeder Hälfte angeordnet sind. An ihrer Bildung hat eine epitheliale Wucherung den grössten Anteil. Sie tragen zahlreiche nach hinten gerichtete Papillen; der freie Rand der Falten erscheint reich gekerbt. Bei Föten von 10—16 cm Länge wird dadurch die vordere Gaumenhälfte von der hinteren sehr verschieden. Zu diesen Gaumenfalten kommt ein Alveolarwall, mit einer gekerbten Kante, welche nach dem Gaumenrand umgeschlagen ist und wie eine breite Fimbrie aussieht. Gegen das Ende des Fötallebens wird die An-

ordnung unregelmässig; hintere Falten verschwinden, vordere werden umfangreicher und rücken aneinander näher. So bestehen sie auch beim Neugeborenen und durch das Kindesalter und schwinden erst spät. Bei den Quadrumanen sind die Falten zahlreicher und ihre Anordnung ähnlich, doch sind die hinteren bis zur Medianlinie herangerückt und können sich sogar vereinigen. Während der Laktationsperiode des Säuglings mögen sie zum Festhalten der Brustwarze dienen, aber ihre lange Erhaltung weit über diese Periode hinaus zwingt, daran zu denken, dass hier Bildungen vorliegen, in denen der morphologische Wert den physiologischen überwiegt. Sie sind von phylogenetischer Bedeutung und gehören in das Gebiet der Theromorphien, an denen der Kopfdarm während seiner Entwickelung so auffallend reich ist[1]).

f) Organe der Mundhöhle.

Zunge.

Die Zunge erhebt sich sehr früh als ein länglicher Wulst von dem Boden des Kopfdarmes, auf dem die ventralen Enden der Kiemenbogen auslaufen. Sie füllt die Mund-Nasenhöhle noch bei menschlichen Embryonen von 12—13 mm (Fig. 192), zu einem grossen Teil aus und reicht bis an die Schädelbasis, da der harte Gaumen noch fehlt. Bei Embryonen von 5 mm Länge (Fig. 191) besitzt sie schon eine ansehnliche Ausdehnung. Sie entsteht aus zwei Abschnitten: der Körper aus dem Schaltstück, das zwischen den Unterkieferfortsätzen der ersten Kiemenbogen gelegen ist: die Wurzel aus den ventralen Enden der zweiten Kiemenbogen samt dem sie verbindenden medianen Längskamm. Anfangs sind keine deutlichen Zeichen einer paarigen Anlage der Zunge erkennbar, und bei dem Menschen auch später noch nicht beobachtet worden. Bei Schweinsembryonen von 13 mm Nackenlänge ist dagegen die paarige Anlage unverkennbar. Man darf aber annehmen, dass diese Vorgänge bei allen Säugetieren auf die nämliche Weise sich abspielen. Vordere und hintere Anlage wachsen nunmehr ineinander, die hintere fasst die vordere zwischen sich, wie dies eine gabelförmige Furche auf der Oberfläche andeutet. Dieser Furche entlang ziehen später die Papillae vallatae. An dem einspringenden Winkelende findet sich eine Grube, welche in einen Gang führt: den Ductus thyreoglossus. Er steht in Zusammenhang mit der Anlage der Schilddrüse. Der Rest desselben erscheint in der deskriptiven Anatomie an der nämlichen Stelle unter dem Namen Foramen caecum.

Vogelembryonen entwickeln unmittelbar vor dem zweiten Bogen das Tuberculum impar, hieraus entsteht die vordere Anlage der Zunge: der Zungenkörper. Die hintere Anlage, die Zungenwurzel, ist hauptsächlich vom zweiten und teilweise vom dritten Bogen (ventrales Ende) gebildet. Die paarige Anlage der Vogelzunge ist nicht so deutlich ausgeprägt, wie diejenige der meisten Haussäugetiere. — Die Unterfläche der Zunge der Neugeborenen zeigt die Plica fimbriata, eine gezackte Lamelle der Schleimhaut, die sich

[1]) His, Anatomie menschlicher Embryonen, a. a. O. Bd. 3. Gegenbaur, Morph. Jahrb. Bd. 4. 1878.

Unterzunge. etwas abhebt. Diese paarige Lamelle umgrenzt eine bestimmte Partie der Fläche, welche überdies mit einer medianen Falte versehen, deutliche symmetrische Gestaltung aufweist. Man findet sie noch später bei Kindern; bei Erwachsenen ist sie dagegen in der Rückbildung begriffen. Bei Halbaffen und Affen ist diese Lamelle in Zusammenhang mit der sogenannten Unterzunge, welche das Rudiment einer älteren und nicht muskulösen Zungenbildung darstellt, die sich in der Zunge der Reptilien und Vögel noch relativ unverändert erhalten zeigt. Die Plica fimbriata würde also ein rudimentäres Organ darstellen, einen Vorläufer der muskulösen Zunge, der durch eine geringere Beweglichkeit ausgezeichnet war. Ähnliche Umgestaltungen sehen wir in vielen Organen.

Die Zunge kann fehlen: angeborener Mangel, Aglossie. — Mediane Spaltung, Schistoglossie ist beschrieben bei gleichzeitiger Gaumenspalte. Bei Embryonen von acht Wochen wird die Zungenwurzel am Ursprung durch eine Rinne tief eingeschnitten, winkelig abgesetzt und gleichsam in zwei aufeinanderliegende Etagen getrennt. Auf dieser embryonalen Unterzunge finden sich die Mündungen der Nuhnschen Drüsen[1]).

Tonsillen.

Die Tonsillen entstehen hinter der Mundbucht und ihrer ektodermalen Auskleidung und treten im dritten Monat in einer Vertiefung auf, die dem früheren Raum zwischen dem zweiten und dritten Kiemenbogen entspricht und von Entoderm ausgekleidet ist. Diese Vertiefung hat 0,4 mm Tiefe und 0,075 mm Breite und steht in Zusammenhang mit einigen anderen seichten Gruben. Im vierten Monat sind die Tonsillen spaltförmig, die Vertiefungen bis zehn an der Zahl vorhanden und von einem geschichteten Pflasterepithel ausgekleidet. Von diesem gehen Sprossen in die Tiefe des Mesoderm hinein, ein Prozess, der noch während des ersten Lebensjahres fortdauert. Die Sprossen werden allmählich hohl, ein Teil der verhornten Zellen wird ausgestossen und damit ist ein Spaltensystem der Tonsillen in dem Raum zwischen Arcus palato- und pharyngoglossus hergestellt, das von Mesoderm umrahmt ist. In diesem Mesoderm treten schon früh Leukocyten auf und verwandeln es in cytogenes Bindegewebe. Im Laufe des ersten Jahres kommt es dann zu einer deutlichen Sonderung innerhalb dieser Mesodermmasse in „Lymphknötchen, Noduli lymphatici", welche durch stärkere Bindegewebszüge umgrenzt werden. — In ähnlicher Weise bilden sich auch die Schleimbälge der Zungenwurzel im achten Fötalmonat, nur dass bei ihnen die Vertiefungen auch noch eine gewöhnliche traubenförmige Drüse entwickeln. Die Pharyxtonsille, am Dach des Kopfdarmes, stimmt bezüglich ihrer Entstehung mit derjenigen der Gaumentonsille überein[2]).

---

[1]) Born, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 22. 1883. Mall, Arch. f. Anat. 1887. Gegenbaur, Morph. Jahrb. Bd. 9. 1884. Chievitz, Arch. f. Anat. 1885. His, Anatomie menschlicher Embryonen, a. a. O. — [2]) His, Anatomie menschlicher Embryonen, a. a. O. Stöhr, Festschr. für Nägeli und v. Kölliker. Zürich 1891. Verhandl. des 9. Anatomen-Kongr. Anat. Anz. 1895.

Eine neuere Auffassung geht dahin, dass die Noduli lymphatici der Tonsillen nicht mesodermaler sondern epithelialer Herkunft seien. Aus den epithelialen Sprossen sollten hier mesodermale Gebilde entstehen durch gegenseitige Durchwachsung von Mesoderm und Entoderm. Die Lymphkörperchen stammten hier also von Epithelien.

Drüsen des Kopfdarmes. Speicheldrüsen.

Die erste Anlage der Speicheldrüsen findet schon bei Embryonen von sechs Wochen statt und zwar tritt die Glandula submaxillaris zuerst auf als 0,14 mm lange Ausbuchtung, ziemlich weit dorsal, in der Gegend der vorderen Gaumenbogen. Der Nervus lingualis, von dem Ganglion submaxillare verdickt, geht dicht vor dem Drüsenzapfen in die Zunge hinein. Bei Embryonen von acht Wochen treibt die Anlage Sprossen. Wie bei der Anlage vieler Drüsen ist auch hier der Beginn der Bildung auf der Mundschleimhaut durch eine Verdickung des Epithels ausgezeichnet. Von diesem Epithelkamm geht lateral noch ein anderer kurzer Fortsatz ab, die Anlage der Glandula sublingualis.

Die Parotis geht aus dem hintersten Winkel einer Furche hervor, welche sich vom Mundwinkel aus dorsal erstreckt. Der kurze solide Zapfen von 0,26 mm Länge und 0,08 mm Breite erreicht bald den lateralen Rand des Masseter, ist also noch nicht an der definitiven Stelle angelangt.

Der Zapfen wächst stark in die Länge bis er in die Fossa retromandibularis gelangt ist. Dort beginnt die Sprossung, welche bei Embryonen von zehn Wochen nur aus 3—4 Fortsätzen besteht; auf dem Wege zur Fossa retromandibularis findet sich eine kleine Seitensprosse, welche dorsal abgeht und wahrscheinlich dem Lappen der Parotis accessoria den Ursprung giebt. Die kurzen Knospen sowohl der Maxillaris als der Parotis sind verdickt, mit Zellen gefüllt und noch ohne Lumen, während der Drüsengang bereits kanalisiert ist. Sie sind in reichliches mesodermales Gewebe eingehüllt, das die Bindesubstanz der Drüse, die Lymph- und Blutkapillaren liefert. Bei dreimonatlichen Föten ist das reichliche mesodermale Gewebe auffallend stark in der Umgebung der Drüse. Die übrigen kleinen Drüsen der Mundhöhle werden ebenso, aber in einer späteren Zeit, erst im vierten Monat angelegt.

Die Anlage der Glandula sublingualis giebt schon nach kurzem Verlauf (von 1 mm) Epithelsprossen ab, die bei Föten der zwölften Woche bis zu Sprossen zweiter Ordnung vermehrt sind. Der Ductus sublingualis misst 0,05 mm, der Ductus submaxillaris 0,07 mm.

Prinzip der Entwickelung der Drüsen.

Jede embryonale Drüse besteht aus einer Zellenmasse, an deren in der Tiefe steckendem Ende eine rundliche Anhäufung von den jugendlichen Drüsenzellen sitzt. Dieser verdickte Teil A enthält die Anlage eines ganzen Gangsystems insofern, als aus der runden Masse die verästelten Röhren heraussprossen. Drüsen entstehen von beiden Grenz-

blättern, von dem Ekto- und Entoderm aus; Mesoderm bildet aber eine unumgängliche Ergänzung. Die Drüsen erfordern für ihre Bildung ein Zusammenwirken des Epithels und des gefässhaltigen Mittelblattes. Bei verschiedenen Drüsenformen kann die Art der Beteiligung verschieden sein, aber das sind lediglich Modifikationen eines stets gleichbleibenden Prinzipes: Doppelwachstum des in die Tiefe des Mesoderm vordringenden Epithelstranges einerseits, und des gegen das Epithel vordringenden Mesoderm andererseits.

Doppelwachstum.

Früher wurde nur an ein einseitiges Wachstum der Epithelien gedacht. Jeder embryonale Drüsenkeim sollte proprio motu in das benachbarte Mesoderm eindringen, „sich einstülpen“ und ebenso proprio motu in Sprossen, Ausläufer. Fortsätze mit einer gewissen Regelmässigkeit auswachsen. Aber eine solche Einseitigkeit des Prozesses ist nicht in Übereinstimmung mit den Thatsachen. Von der unpaaren, aus Zellen bestehenden Lungenanlage wachsen zunächst zwei hohle Fortsätze seitlich: die Anlagen der beiden Lungen. Diese treiben weitere zapfenartige Fortsätze. Allein dazwischen findet sich sofort mesodermales Gewebe. Das sich zur Lunge entwickelnde Epithelialrohr zeigt an den Vorsprüngen eine ansehnliche Verdickung. Die Zellen sind angehäuft, sie dringen in Massen, dicht aneinandergedrängt, gegen das Mesoderm vor. Dieses selbst zeigt konzentrische Anordnung seiner Zellen mit der Oberfläche des Vorsprunges, also in einer Position, welche von dem vorwärts dringenden Zellenkolben als notwendig bedingt anzusehen ist. Anders ist das Bild in den Thälern und Buchten zwischen den Sprossen. Das Epithel ist verdünnt und das Mesoderm mit seinen Zellen besitzt eine andere Lagerung, welche den Eindruck macht, als wollten sie in das Innere sich einbohren. Die Erscheinungen zusammengenommen machen den Eindruck, als sei gegen das Vordringen des Drüsenepithels ein mechanischer Widerstand vorhanden, der aber an bestimmten Stellen siegreich überwunden wird, während dieser Widerstand sich an anderen Stellen siegreich behauptet, dabei aber doch wieder fördernd der epithelialen Anordnung zugute kommt. Dieser komplizierte Durchwachsungsprozess von Epithel und Mesoderm ergiebt als Endresultat das drüsige Organ, entstanden aus der kombinierten Aktion zweier Gewebe. Dieses Verhalten wurde von Roux als Kampf der Teile im Organismus gedeutet. Ein solcher Kampf kommt auch bei pathologischen Veränderungen der verschiedensten Art vor (R. Virchow)[1]).

Entwickelung des Pharynx und der Tonsilla pharyngea.

Der Pharynx entsteht aus demjenigen Abschnitt des Kopfdarmes, der hinter dem Velum palatinum liegt. Sobald dieses muskelhaltige Segel

[1]) Remak, a. a. O. Virchow, R., Cellularpathologie. 2. Kap. Berlin 1862. Boll, Prinzip des Wachstums. Berlin 1876. Roux, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881. Chievitz, Arch. f. Anat. 1885. Flemming, Arch. f. mikr. Anat. 1888.

aufgetreten ist, wird die vordere Grenze des Schlundkopfes bestimmbar. In Fig. 194 (Embryo von 4,2 mm Länge) fehlt noch die Möglichkeit, diese Grenze zu erkennen, weil das Velum noch nicht entwickelt ist, allein die erste Kiementasche, welche als dunkle Linie sichtbar ist, zeigt annähernd die Stelle des Pharynxanfanges, denn ein Teil dieser Spalte erscheint später als innere Öffnung der Tuba Eustachii und diese liegt unmittelbar hinter dem Gaumensegel. Von dieser Stelle aus erstreckt sich die Anlage des Pharynx bis zum Anfang der primitiven Trachea. Auf diesem ganzen Weg liegen zu beiden Seiten die Öffnungen der Kiementaschen, von denen bei dem menschlichen Embryo von 5 mm Länge noch alle vier offen sind. Auch bei Embryonen von 5 mm Länge

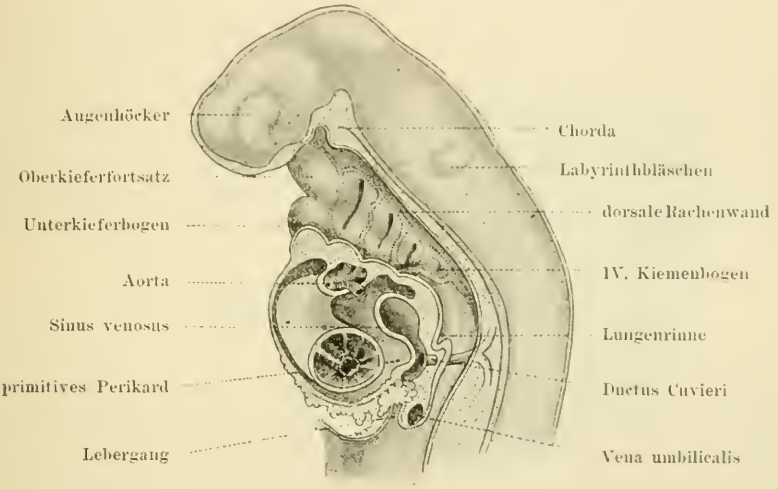


Fig. 194.

Medianschnitt durch den Vorderrumpf eines menschlichen Embryo von 4,2 mm Länge. Kiemenbogen und Kiementaschen von innen sichtbar. Rekonstruktion. Nach His.

(Fig. 191) gestattet topographische Betrachtung erst teilweise eine Vergleichung mit den Verhältnissen des Erwachsenen insofern, als durch die Lungenanlage wenigstens die Stelle des späteren Aditus laryngis erkennbar ist. Die hintere Wand ist glatt, seitlich öffnen sich die schon erwähnten Kiementaschen, von denen mit Ausnahme der Tuba Eustachii beim Erwachsenen, nur im Fall von Entwickelungsstörungen, Spuren erhalten blieben. Die sogenannten Parapharyngeal-Divertikel bei Säugern und Menschen sollen sackartige Divertikel der zweiten Kiementasche sein, deren Ostium cutaneum geschlossen, deren Ostium pharyngeum sackartig erweitert ist. Andere denken aber an Erweiterungen des Sinus praecervicalis, also an die unter dem Kiemendeckel (dem zweiten Kiemenbogen) liegende dritte und vierte Kiemenspalte.

Die Bursa pharyngea ist eine taschenartige Vertiefung an dem späteren Dach des Pharynx. Sie erscheint zuerst bei Föten von 5,2—6 cm Scheitelsteisslänge, dort wo das Rachengewölbe in die hintere Wand übergeht. Im sechsten Fötalmonat gewinnt die Schleimhaut der Umgebung adenoiden Charakter, nimmt an Dicke zu, es treten Schleimhautfältchen, mit freiem Auge sichtbar, auf, welche nach der Stelle des Bursaeinganges zusammenlaufen. Dieser ganze Bezirk wird dann reich an Venen und Follikeln; seine Öffnungen zeigen die Mündungen der Schleimdrüsen und er bildet sich damit zu der Rachentonsille, der Tonsilla pharyngea aus.

Rachentonsille.

Die Bursa pharyngea entwickelt sich nicht aus dem Hypophysengang, wie man früher glaubte. Bursa und Hypophysengang liegen selbst in früher Embryonalzeit weit auseinander[1]).

Muskeln des Pharynx. Der Hals besitzt: 1. Skelettmuskeln, welche von den Myotomen des Halses abstammen (siehe Entwickelung des Muskelsystems; 2. viscerale Muskeln, welche dem Pharynx angehören, und in der systematischen Anatomie kurz als Pharynxmuskeln bezeichnet werden. Sie gehen aus dem ventralen Gebiet der Kopfplatten hervor und legen sich auf das Entoderm, das den Kopfdarm auskleidet. Ob sie im ganzen Gebiet der Constrictoren und Levatoren des Pharynx nur viscerale Eigenschaften besitzen, d. h. unsegmentiertem Mesoderm angehören, oder ob einzelne Teile von Kopf- oder Halsmyotomen abstammen, ist noch nicht festgestellt[2]).

g) Ausbildung des Darmrohres.

Vorderdarm.

Am unteren Ende der Pharynx, dorsal vom Abgang der primitiven Trachea beginnt der Vorderdarm. Das gleichmässig cylindrische, kurze Stück, das sich an den Pharynx anschliesst, wird zum Ösophagus; er steigt hinter der Trachea herab und geht bald in eine spindelförmige Erweiterung, den Magen, über (Figg. 178—180). Sobald die Lungensäckchen sich etwas weiter entwickeln, legt sich der Ösophagus zwischen dieselben hinein (Fig. 180). Seine Wände bestehen aus einer einfachen Lage von Entodermzellen, welche von Mesoderm umschlossen werden, das ihn auch an die hintere Rumpfwand befestigt, an der zu dieser Zeit die Wirbelsäule freilich nur durch die Chorda dorsalis vertreten ist. Die Aorta descendens liegt vor der Chorda (ventral).

Bei Selachiern und Teleostiern wird das Lumen des Ösophagus während der Entwickelung durch einen Epithelstrang für längere Zeit verschlossen. Dasselbe ist bei Fröschen- und Krötenlarven durch Dotterzellen selbst dann noch der Fall, wenn sie sich schon an die Wasserpflanzen heften. Bei Eidechsen kommt dieselbe Erscheinung vor (Verschluss durch Dotterkugeln); bei dem Hühnchen vom fünften Tag ist der Ösophagus in einer Länge von 115 μ verschlossen. Einige Tage später hört dieser Verschluss auf. Bei

[1]) Albrecht, Verhandl. d. 14. Kongr. d. deutsch. Gesellsch. f. Chir. 1885. — [2]) Schwabach, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27. 1888. Killian, Morph. Jahrb. Bd. 14. 1888.

Säugetieren ist noch nichts derart beobachtet. Im sechsten Monate sind alle Lagen des Ösophagus erheblich verdickt. Das Epithel trägt Flimmerhaare. In diesem Nachweis liegt eine Erklärung für das seltsame Auftreten von Flimmercysten in der Ösophaguswandung.

Der Magen.

Der Magen ist schon früh als eine kleine Erweiterung dorsal von der Leberanlage zu erkennen: bei Embryonen von 5 mm Länge beginnt die kleine und grosse Kurvatur (Fig. 191) sich zu zeigen und bei 12,5 mm Länge ist hierüber jeder Zweifel ausgeschlossen. Aber noch ist die Lage fast ebenso senkrecht wie in Fig. 195 bei nur 5 mm Länge. Dieses Verhalten bringt es mit sich, dass die grosse Kurvatur dorsal gerichtet ist und etwas nach links, die kleine ventral und etwas nach rechts. Dadurch befindet sich der wohl ausgeprägte Fundus nach oben, der Pylorus demnach in der Mittelebene, nach unten, von der Leber bedeckt und geht mit einer leichten Wendung nach rechts und dorsal in das Duodenum über (Fig. 181). Der so gelagerte Magen hat an seiner hinteren Fläche ein kleines Gekröse, das Mesogastrium posterius (Joh. Müller). Es stammt von dem visceralen Blatt des Mesoderm, das gleichzeitig das gesamte Mesoderm des Darmrohres, also auch des Magens liefert, und diesen embryonalen Magen nicht bloss mit der dorsalen Rumpfwand, sondern auch mit der Leberanlage und der vorderen Bauchwand verbindet. Diese Verbindung ist in der Fig. 195 schematisch dargestellt in vollkommenerer Weise, als in Fig. 181. Das Mesogastrium posterius geht vom Pankreas und Duodenum zum Magen und von dort zur Leber, umschliesst die Leber und heftet sich dann an die vordere Bauchwand, wo es später zum Ligamentum falciforme hepatis wird (Fig. 195). Das Omentum minus ist also schon in nuce vorhanden, ebenso der spätere sog. seröse Überzug der Leber und das Ligamentum falciforme und zwar all dies in Form einer mesodermalen Lamelle, welche dem visceralen Blatt entstammt. Sowohl Mesogastrium als embryonales kleines Netz, das Mesoderm der Vorleber samt dem späteren Ligamentum falciforme sind bilateral symmetrisch. Da die grosse Kurvatur bei

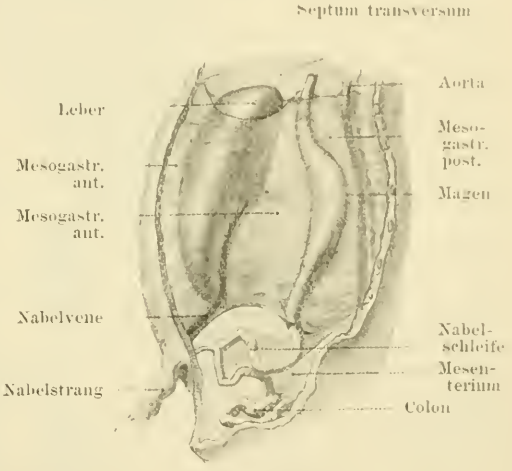


Fig. 195.

Der obere Abschnitt des Urgekröses: das Mesogastrium bei einem menschlichen Embryo der 6. Woche. Halbschematisch.

menschlichen Embryonen von 12 mm Nackensteisslänge nicht mehr rein dorsal, sondern etwas nach links gerichtet worden ist, so hat auch das Mesogastrium den nämlichen schrägen Verlauf. Der Magen verändert allmählich seine Lage, bei dem Embryo von 13,9 mm rückt der Fundus tiefer, der Pylorus nach rechts, die Cardia nach links, die Form des ganzen Organs wird gestreckt. Die grosse Kurvatur früher dorsal, zieht bereits mit einem ansehnlichen Teil kaudal, die kleine Kurvatur in entgegengesetzter Richtung, kranial. Das Mesogastrium folgt dieser Drehung des Magens und verlängert sich, denn nur unter solchen Umständen ist

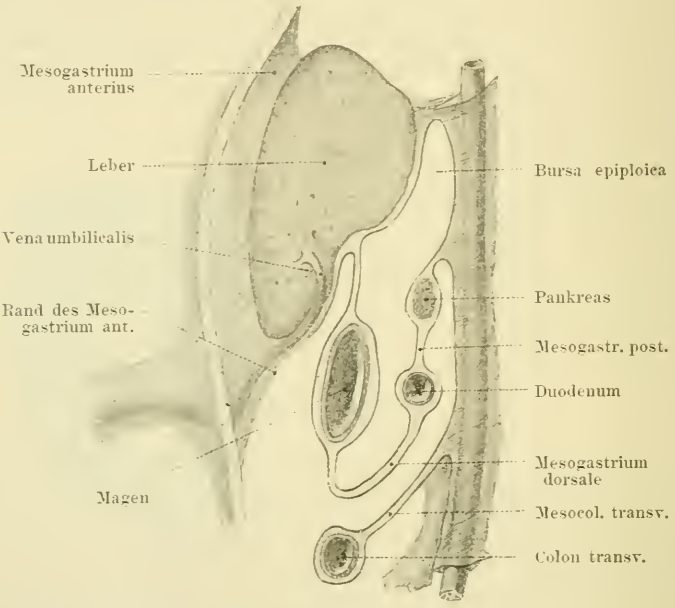


Fig. 196.

Bursa epiploica. Mesogastrium posterius und anterius. Menschlicher Embryo von 8 Wochen, schematisch.

eine Stellungsänderung und ein Herabrücken ausführbar. Unterdessen ist die ursprünglich linke Seite zur vorderen, und die rechte zur hinteren Magenwand geworden.

Bei Embryonen dieser eben angegebenen Grösse besteht die Mesodermschichte des Magens aus einem Zuge von spindelförmigen oder dreieckigen Zellen und ihren Ausläufern. Serosa, Submucosa und Muscularis mucosae u. s. w. sind noch nicht unterscheidbar; die Mucosa besteht noch aus einer Lage hoher Cylinderzellen. Noch fehlt jede Spur von Drüsen. Erst bei Embryonen der zehnten Woche treten kleine Vertiefungen auf, mit einem Drüsenkanal und feingranulierten kubischen Zellen versehen. Im fünften Monat beträgt die Länge der Drüsen 0,13—0,22 mm; im sechsten Monat 0,42—0,71 mm. Im vierten Monat beginnt die Differenzierung des Mesoderm in eine innere cirkuläre und äussere longitudinale Schichte.

Das Duodenum.

Das Duodenum ist schon in den frühesten Stufen wie an Embryonen 2,15 mm Länge (Fig. 176) zu erkennen: denn die Abgangsstelle des Leberganges zeigt die Stelle des ersten Auftretens. Später bei Embryonen von 4,10—5 mm (Figg. 178 und 180) kommt noch ein anderes Merkmal hinzu, der primitive pankreatische Gang. Demnächst beginnt das noch gestreckt verlaufende Duodenum sich zu krümmen. Es legt sich quer unterhalb dem Pylorusende des Magens (Figg. 180 und 181, Alter von sechs Wochen) in Form einer einfachen Schlinge. Diese Schlinge ist mit ihrer Konvexität dorsal gerichtet durch alle Entwickelungsstufen hindurch. Hervorgegangen aus dem gestreckten Darmrohr ist das Duodenum von seiner ersten Entstehung an an das Mesenterium commune befestigt und zwar an der Grenze zwischen diesem und dem Mesogastrium posterius (Fig. 195). Diese Thatsache ist wichtig für das Verständnis der späteren Änderungen. Das proximale Stück des Duodenum wird dabei noch von dem Endstück des Mesogastrium posterius umfasst, das mit der Vena umbilicalis abschliesst (Fig. 195), später bei dem Erwachsenen als Ligamentum teres hepatis bekannt. Der übrige Teil des Duodenum ist nur durch das dorsale Gekröse: Mesoduodenum an die dorsale Leibeswand befestigt; dieses Gekröse (Fig. 197) hat keine Fortsetzung über das Duodenum hinaus zu der vorderen Bauchwand wie an dem Magen. Das Duodenum ist also frei beweglich nach seiner Anlage oder hat, wie man sich auch ausdrückt ein freies Gekröse. Das ist noch im vierten Monat der Fall. Erst später verwächst das Gekröse des Duodenum „Mesodenum" mit der dorsalen Rumpfwand. Fig. 196 schematisch, zeigt das Duodenum mit dem noch freien Gekröse in der Bauchhöhle um den Anfang der siebenten Woche.

Der Mitteldarm.

Der Mitteldarm ist zuerst eine offene Rinne, die mit dem Dottersack in Verbindung steht. Vom Vorderdarm, wie von dem Enddarm her wird diese Verbindung allmählich reduziert, der Mitteldarm schliesst sich, die Rinne wird zum Rohr, freilich bleibt die Verbindung mit dem Dottersack noch lange kenntlich, denn ein feiner Gang, der Dottergang, bleibt bestehen. Bei Embryonen von 5 mm Nackenlänge (Fig. 179) zieht das embryonale Darmrohr der Krümmung des Körpers entlang kaudal. Jetzt besitzt es in der Gegend des Nabelstranges nur eine kleine ventral gerichtete Biegung. An ihr findet sich eine Abzweigung des oben erwähnten Dottergangs. In Fig. 178, in welcher das Darmrohr isoliert dargestellt ist, erscheint die Knickung und die Abzweigung des Dotterganges klarer als in der Fig. 179 innerhalb des dichtgedrängten Organkomplexes. Diese kleine ventrale Knickung steigert sich demnächst, wie aus mehreren Figuren hervorgeht. Das Darmrohr beschreibt

Nabelschleife.

eine einzige grosse Schleife, deren Konvexität nach vorn und abwärts gerichtet ist. Der Scheitel der Schleife liegt in einer Ausbuchtung des Nabelstranges. Der Scheitel ist noch nicht geschlossen, sondern geht noch in den Dottergang über. Schon bei Embryonen von 10 mm Länge beginnt der Scheitel der Schleife den Bauchraum zu verlassen, um in die Höhle des Nabelstranges herauszutreten. Während der folgenden Wochen nimmt das Darmstück im Innern des Nabelstranges an Länge immer mehr zu. Die Nabelschleife liefert neben dem Dünndarm auch Abschnitte des Dickdarmes. Ist sie in den Nabelstrang eingetreten, so ist damit also auch die erste Anlage des Dickdarmes mit hervorgetreten, nicht nur diejenige des Dünndarmes (J. Fr. Meckel). Dieser Umstand ist für manche Abnormitäten von Bedeutung. Das Darmrohr ist auf der Stufe der Darmschleife an die dorsale Rumpfwand durch ein Mesenterium commune befestigt (Fig. 197), das sich später in die einzelnen Abteilungen: Mesenterium, Mesocolon ascendens und transversum gliedert, sobald die entsprechenden Darmabschnitte entstanden sind, die schon alle in dieser einfachen Schleife angedeutet vorliegen: Die Nabelschleife besitzt einen absteigenden und einen aufsteigenden Schenkel. Der aufsteigende Schenkel wird grösstenteils zum Dickdarm. Das Cäcum ist schon jetzt bemerkbar als eine kleine Erweiterung (Fig. 197). Alles was dorsal von ihr liegt, wird zum Dickdarm. Allein das vermehrte Längenwachstum der Nabelschleife, das mit der siebenten Woche beginnt, ist kein gleichmässiges: der Scheitel der Schleife zuerst und dann der absteigende Schenkel wachsen in zahlreiche Dünndarmschlingen aus. Jejunum und Ileum bilden schon in der achten Woche ein ansehnliches Konvolut. Dem gegenüber ist derjenige Teil der Schleife, aus welcher der Dickdarm hervorgeht, zu dieser Zeit noch wenig verlängert. Nur die Flexura coli (dextra) ist etwas höher gestiegen.

Der Dickdarmteil der Nabelschleife ist im dritten Monat mit der Anlage des Cäcum in die Mittellinie des Leibes gerückt und liegt der vorderen Bauchwand an. Von hier aus zieht der Dickdarm ventral von dem Dünndarmkonvolut nach oben, geht dann quer der grossen Kurvatur des Magens entlang nach links. Die wachsende Dünndarmmasse drängt den Dickdarm immer weiter nach oben, so dass der Blinddarm bis nahe an die grosse Magenkurvatur heranrückt. Im Laufe des vierten Embryonalmonates wendet sich dann der Blinddarm an die untere Fläche der Leber nach der rechten Seite und liegt zunächst ventral von dem Duodenum, später lagert er sich an die rechte Niere. Der embryonale Dickdarm gelangt also nach dem Gesagten erst in eine quere Lage, dann in eine etwas schiefe, so lange, bis der Blinddarm die rückläufige Bewegung ausgeführt hat und an seine definitive Stelle von oben nach abwärts gerückt ist. Damit ist die definitive Form, was die drei Hauptabteilungen betrifft, erreicht, ein Colon adscendens, trans-

versum und descendens. Alle diese Abschnitte des Darmrohres besitzen bei ihrem Auftreten ein freies Gekröse, so wie es der Dünndarm das ganze Leben hindurch aufweist. Später werden mehrere Teile des Darmrohres an die Leibeswand durch sekundäre Verwachsung befestigt. Bei der Betrachtung des Peritonaeum soll davon die Rede sein.

Der Dottergang, der von der Spitze der Darmschleife abgeht (Figg. 178 bis 181), kann teilweise persistieren, er entwickelt sich dann wie ein Stück Darmrohr, — wird weit und bildet das Dünndarmdivertikel (Meckel), die Länge wechselt von $1^1/_2$ — 15 cm, es kann am Nabel geschlossen sein

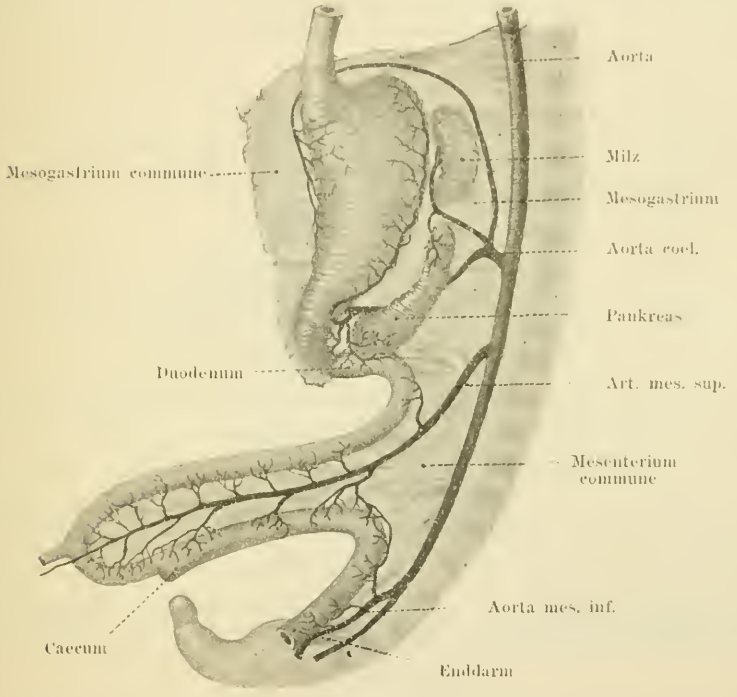


Fig. 197.

Nabelschleife und ihre Befestigung an dem Mesenterium commune. Menschlicher Embryo von 6 Wochen. Nach Toldt.

oder sich dort öffnen. In letzterem Falle findet Defäkation durch den Nabel statt. Bisweilen geht die Obliteration des Divertikels zu weit und verschliesst auch den Dünndarm. Es kommt innerhalb einer langen Strecke vor, 30—60 cm von der Ileo-cäcalklappe entfernt. Das Epithel des Darmrohres besteht in seinem ersten Auftreten überall aus einer einfachen Lage von niederigen kubischen Zellen. Später wandelt es sich im Vorderdarm und im Enddarm in ein einfaches Cylinderepithel um. Doch tritt diese Umwandlung nicht überall gleichzeitig auf. Im Kopfdarm erscheinen an manchen Stellen, namentlich ventral, Verdickungen: aus dem einfachen Cylinderepithel geht später eine geschichtete Lage hervor, und aus ihr entwickeln sich dann bleibende Zustände. Die Lage geht in ein geschichtetes Pflasterepithel über: im unteren Teil des Pharynx

und Ösophagus; sie wandelt sich in Flimmerepithel im respiratorischen Apparat und im Magen, im Dünn- und Dickdarm gehen mehrfache Wandelungen vor, bis der endliche Zustand erreicht ist. Hier entsteht aus den niedrigen Entodermzellen zunächst eine geschichtete Lage von runden Zellen, diese wandeln sich in ein geschichtetes Cylinderepithel um, das später wieder einschichtig wird.

Die Zotten des Dünndarms sind Wucherungen der Mucosa, welche das Epithel überkleidet. Die Drüsen entstehen zwischen den Zotten dadurch, dass das Epithel kurze Hohlsprossen in die Tiefe der Mucosa treibt. Bei den Brunnerschen Drüsen ist dieser Vorgang direkt zu beobachten. Im zweiten Monat ist die Schleimhautfläche des Dünndarms noch glatt, das viscerale Blatt des Mesoderm 0,15 mm dick, das einfache Epithel 9—13 μ dick. Im dritten Monat treten vereinzelte Darmzotten auf. Sie messen in der 9.—10. Woche 90 μ, während das Epithel 18 μ stark ist. Im Beginn des vierten Monats kommen einzelne Drüsen, 50—90 μ lang. Die Entwickelung schreitet von oben nach unten fort. Im vierten Monat beginnt auch die Entwickelung der Brunnerschen Drüsen. Die übrigen Wandungen des Dünndarms entstehen alle aus dem visceralen Blatt des Mesoderm (Remaks Darmfaserplatte). Im 3. und 4. Monat treten Längs- und Quermuskeln auf und im 5. und 6. Monat sind diese beiden Schichten vollkommen deutlich.

Das Cäcum zeigt sich am Darmrohr schon um die sechste Woche als ein deutlich erkennbarer Höcker. Es nimmt nur langsam an Umfang und Länge zu. Erst gegen das Ende der Schwangerschaft stellt es einen ziemlich beträchtlichen Anhang dar. Frühzeitig zeigt es eine ungleichmässige Entwickelung. Das Endstück bleibt zurück und wird als Processus vermiformis vom Cäcum unterschieden. Noch bei dem Neugeborenen ist aber der Wurmfortsatz vom Cäcum wenig scharf abgesetzt. Erst einige Jahre später wird er zu einem 6—8 cm langen Anhang umgestaltet, der scharf von dem vorderen Abschnitt, dem Cäcum getrennt ist. Es kommen in der Ausbildung viele Verschiedenheiten vor, welche aber alle die Verkümmerung des primitiven Cäcum erkennen lassen. Diese besteht auch bei den anthropoiden Affen.

Der Enddarm.

Als Enddarm bezeichnet die Embryologie den letzten Abschnitt des Darmrohres, der im Beckenteil des Rumpfes verläuft. Aus diesem kurzen Endstück (Fig. 197) gehen hervor:

1. Colon descendens, Colon sigmoideum und Rectum;
2. Die Kloake mit dem Sinus urogenitalis und dem Allantoisgang.

Das Colon descendens wird durch den wachsenden Dünndarm nach und nach an die dorsale Rumpfwand gedrängt. Um die Mitte des dritten Monates wird in der linken Fossa iliaca, ventral von der Keimdrüse das zukünftige Colon sigmoideum bemerkbar in Form einer kleinen Ausbiegung, die sich später vergrössert. Der übrige Enddarm folgt in starker Krümmung dem Leibesende und läuft in einen geschlossenen Hohlkegel aus, dessen Spitze in dem Wirbelschwanz des Embryo liegt (Fig. 198).

Dieser Teil des Enddarmes hat den besonderen Namen Kaudaldarm[1]) erhalten. In ihn mündet von oben her der Allantoisgang, ferner der Wolffsche Gang, als Ausführungsgang des exkretorischen Apparates, an welchem schon die Nierenknospe für die Dauerniere zum Vorschein kommt. Dieser Schwanzdarm hat noch keine „Analöffnung", doch ist die Stelle, an der der Durchbruch erfolgen wird, bereits erkennbar. Ventral von der Schwanzspitze findet sich eine Einsenkung. Dort bricht später die Wand durch, welche jetzt aus Ekto- und Entoderm zusammengesetzt ist und Kloakenmembran[2]) genannt wird. Ihre Länge beträgt um diese Zeit 0,46 mm. Der Kaudaldarm hängt an seinem Ende mit der Chorda und dem Medullarrohr zusammen. Kaudaldarm.

Fig. 198.

Hinteres Körperende eines menschlichen Embryo von 5 mm Länge. 25 mal vergr., mit Enddarm und dem Kaudaldarm auf der Höhe seiner Entwickelung. Rekonstruktion. Nach His.

Der Kaudaldarm, der sich zu einem ansehnlichen Teil zurückbildet, lässt sich nur befriedigend deuten als eine atavistische Bildung, die wegen des Zusammenhanges mit einem niedrig organisierten Verfahren auch bei den höheren Formen stets wieder angelegt wird. Bei den Haien besteht ein solch blindsackförmiger Anhang. Bei Amphibien kommt er während der Entwickelung ebenfalls vor. Beim Vogel (Hühnchen vom dritten Tage) beginnt er sich zu entwickeln, nimmt in den folgenden Stunden eine beträchtliche Ausdehnung an und zieht als ein enges Rohr in den Wirbelschwanz hinein. Bei vielen Embryonen von Säugetieren wird das Verhalten des Kaudaldarms in übereinstimmender Weise angetroffen (Strahl). Über den Bau der Kloakenmembran sind die Meinungen geteilt. Bei dem Menschen besteht sie wohl nur aus Ekto- und Entoderm, wobei die entodermale Zellenlage verdickt ist.

[1]) Pars caudalis intestini; Postanaldarm (Balfour); Bursa (His). — [2]) Synonyma: Aftermembran.

Kloake. Die Ausbildung einer Kloake ist die folgende Entwickelungsstufe des Enddarmes. Kloake heisst ein kurzes Stück des Darmrohres, in welches das Urogenitalsystem mit den Harn- und Geschlechtsgängen in den Darmkanal ausmündet. Dieses Verhalten ist bekanntlich bei den tieferstehenden Klassen die Regel und kommt selbst noch bei einer Gruppe der Säuger, den Monotremen, vor. Während einer kurzen Periode besitzt auch der menschliche Embryo eine Anordnung der Teile, welche dem Verhalten bei den Monotremen gleicht. Bei den menschlichen Embryonen von 11,5 mm Nackenlänge, 32—33 Tage, stellt die Kloake einen kurzen Sack dar, der sich ähnlich wie früher dorsal in den

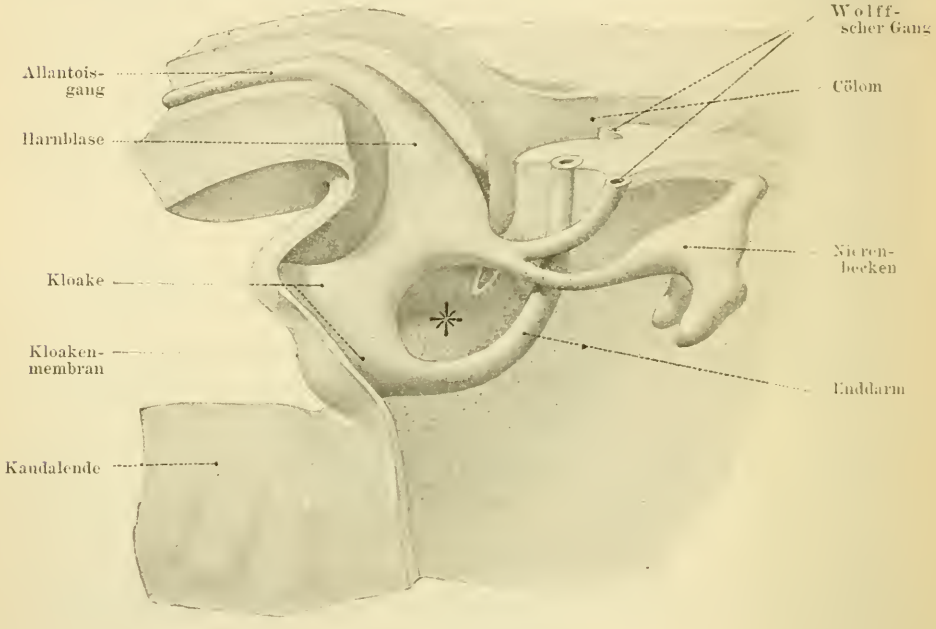


Fig. 199.

Beckenende. Menschlicher Embryo von 11,5 mm Länge. 40 mal vergr. (4½ Wochen.) Nach Keibel. * Septum uro-rectale.

Darm und ventral in die Harnblasenanlage fortsetzt (Fig. 199). Ein ansehnlicher Teil des Kaudaldarmes ist jetzt verkümmert und zu einem dünnen Epithelstrang reduziert, der nach und nach völlig verschwindet. Es wird also nur der proximale Abschnitt für die Herstellung der Kloake verwendet, welche sich jedoch zunächst nicht nach aussen öffnet (Fig. 199). Das Rumpfende des Embryo ist im Vergleich zu früher anders gestaltet. Der Wirbelschwanz ist mehr gestreckt, er besitzt nur vier deutliche Kaudalsegmente. Zwischen ihm und dem Nabelstrang besteht ein grösserer Abstand wie früher, es hat sich dort der „Genitalhöcker" entwickelt. Hinter ihm liegt die ventrale Kloakenwand, welche durch die „Kloakenmembran" geschlossen ist. Zwischen den beiden in die Kloake

eintretenden Röhren Darmkanal und Allantoisgang hat sich jetzt ein ansehnlicher Zwischenraum entwickelt. Mesoderm drängt das Darmrohr gegen die Sakralwirbel, während der Allantoisgang mit der Anlage der Harnblase gegen die vordere Bauchwand rückt. Damit tritt eine neue Bildung zum erstenmale hervor, der Sinus-urogenitalis. Der Hals der Harnblase verlängert sich und nimmt die Kanäle auf, welche die Harn- und Geschlechtsprodukte führen. Diese Entwickelungsstufe des Enddarmes ist in Fig. 200 dargestellt. Bei Embryonen von 14 mm Nackenlänge, 36.—37. Tag bricht dann zuerst der Sinus urogenitalis durch die Kloakenmembran an der ventralen Partien des Genitalhügels und erhält dort eine Spalte: die Urogenitalspalte. Das Rectum bleibt noch einige Tage geschlossen. Der Durchbruch für das Rectum bereitet sich erst allmählich

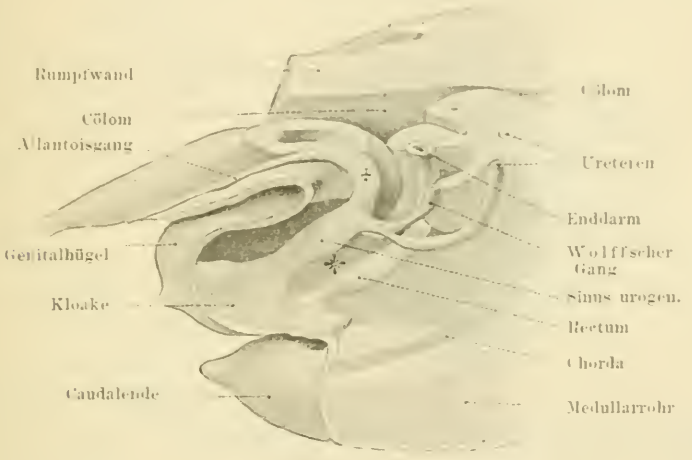


Fig. 200.

Beckenende. Menschlicher Embryo von 14 mm Länge. (5 Wochen.) 20 mal vergr. Nach Keibel. ☥ Harnblase. ✱ Septum uro-rectale.

vor und zwar in Form einer Duplikatur des Ektoderm, die eine trans- Analgrube.
versale Richtung hat, und eine Einsenkung bedingt, welche als eine Fissura ani transversa erscheint. Allein trotz dieser äusseren Anzeichen ist die Analöffnung noch nicht vorhanden. Das Darmrohr endigt bei 8½—9 Wochen alten menschlichen Embryonen (25 mm Nackenlänge) blind, obwohl die Einsenkung des Epithels sich von aussen her vergrössert hat und so eine Analgrube[1]) (Aftergrube) entstanden ist, welche die vergleichende Embryologie der Wirbeltiere als Proktodäum[2]) Proktodäum.
bezeichnet. Sie stellt ein trichterförmiges Grübchen dar, das dem Enddarm entgegenwächst. Der Anus ist also in seiner Entstehung unabhängig von dem Enddarm. An seiner Herstellung ist das Ektoderm

[1]) Der genauere Vorgang wird bei dem exkretorischen Apparat geschildert werden. — [2]) πρωκτός, Steiss.

beteiligt, nicht das Entoderm. Seine Anlage hat in dieser Beziehung manche Übereinstimmung mit der Mundbucht (Stomadäum), welche ebenfalls unter dem Einfluss des Ektoderm entsteht. — Die Kloake wird schliesslich (Fig. 200) in ein ventrales Rohr umgewandelt, aus dem einerseits ein Teil der Harnblase, die Harnröhre und der Sinus urogenitalis entstehen und in ein dorsales Rohr, aus dem das Rectum hergestellt wird. Diese doppelte Verwendung der Kloake vollzieht sich durch zwei Prozesse, die sich gleichzeitig im Ento- und im Mesoderm abspielen. Eine entodermale Scheidewand schiebt sich analwärts vor, Mesoderm vollendet die Trennung (Figg. 199 und 200 ⁜) und umkleidet die entodermalen Röhren mit jenem Gewebe, das Muskeln, Bindegewebe und Gefässe liefert. Diese Scheidewand, das Septum urogenitale, entsteht paarig und zwar links und rechts in Form zweier Falten, welche als innere Dammfalten bezeichnet werden (Figg. 199 und 200 ⁜). Haben sie die Kloakenmembran erreicht, so ist die Trennung der Kloake in zwei geschlossene Kanäle vollzogen, jeder Kanal aber noch durch eine Abteilung der Kloakenmembran verschlossen, die als Analmembran und als Urogenitalmembran bezeichnet werden. Diebeiden Abteilungen brechen, so viel bekannt, gesondert durch, die Analmembran zuletzt. Es existiert also zuerst die Öffnung für den Sinus urogenitalis. Ist die Trennung erfolgt, so werden die inneren Dammfalten durch die Ausbildung von äusseren Dammfalten ergänzt. Es sind dies Polster von Mesoderm, welche sich wallartig rings um den After herum entwickeln (Fig. 201) und die ektodermale Analöffnung in eine Grube, die Analgrube und damit in das Proktodäum verwandeln, dessen Ausdehnung durch die Invasion des Ektoderm bezeichnet wird.

Dammfalten.

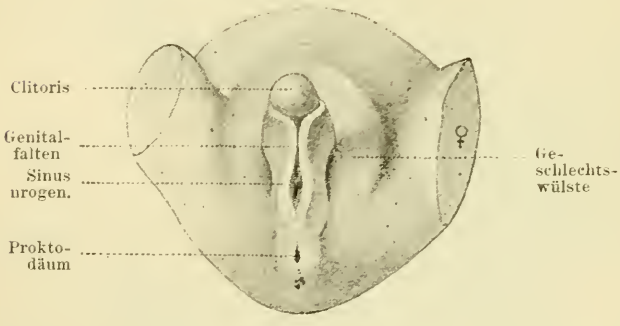


Fig. 201.

Rumpfende. Weiblicher Fötus, 3.4 cm Länge. Kopfsteisslänge. Die äusseren Dammfalten trennen die Analgrube von der Urogenitalöffnung.

Diese oben geschilderten Entwickelungsstufen des Enddarms sind von Bedeutung für die Erklärung jener Bildungsfehler, bei denen die Entstehung der Harn- und Geschlechtsöffnung oder diejenige des Afters oder beider zusammen unterblieben ist. Bei Embryonen von 3—6 mm Länge, welche ein Alter etwa von 15—23 Tagen haben und kaum die Grösse einer Stubenfliege, muss der perverse Bildungsgang beginnen. Jedoch ist nur ein Teil der beobachteten Fälle durch diese Annahme zu erklären; manche andere

zwingen zu der Voraussetzung, dass auch nachträglicher Verschluss der schon gebildeten Kloakenöffnung vorkommen kann. Bei Bildungsfehlern, wie dem in Fig. 202 abgebildeten, ist das Proktodäum permanent geblieben und der Durchbruch in den Darm ist nicht zustande gekommen. Man darf vielleicht annehmen, dass das Mesoderm durch allzu üppige Entwickelung das Weiterschreiten bis zum normalen Verhalten gehemmt hat, jedoch sind auch andere Erklärungen möglich. Es bildete sich eine trennende Querwand zwischen dem Entoderm des Beckendarms und dem Ektoderm der Analgrube. Es giebt verschiedene Grade dieser Missbildung. Die Schichte zwischen Haut und blindem Ende des Rektum kann so dünn sein, dass man das Mekonium durchfühlt, oder umgekehrt, das Rektum steht zu hoch und es fehlen mehrere Centimeter, wie in der obigen Abbildung. Die Störung kann sich auch auf

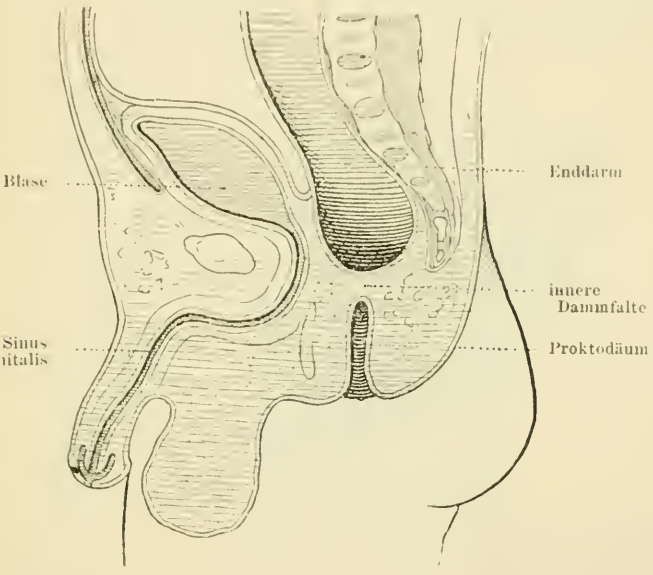


Fig. 202.

Atresia recti. Nach Esmarch, Deutsche Chirurgie. 1887. Krankheiten des Mastdarms.

das Rektum allein beschränken; das Proktodäum ist vorhanden, aber der Mastdarm hoch oben geschlossen. Im Rektum sind auch Epithelverklebungen beobachtet.

de Meuron, Compt. rend. Acad. Paris 1886. Juin 15. — Neumann, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876. — Toldt, Wiener Sitzungsber. Bd. 82. 3. Abteil. 1880. — Für den Menschen: Salvioli, Arch. Ital. Biol. Bd. 14. 1891. — Brand, E., Würzburger Verhandl. 1877. — Götte, Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 5. 1869, und Unke. a. a. O. S. 774.

h) Entwickelung der Zähne.

An der Entwickelung der Zähne ist das Epithel der Mundhöhle und das Mesoderm der Kiefer beteiligt. Die freien Kieferränder zeigen gegen das Ende der sechsten Woche einen Streifen, die Zahnleiste:

sie besteht aus Kiefer-Epithel. Sie wächst in die Tiefe des Mesoderms hinein und liefert eine Anzahl kolbiger Verdickungen, die ersten Anlagen des Schmelzorganes der Milchzähne. So viel Zähne, so viel epitheliale Kolben (Fig. 203), also zehn in jedem Kiefer. Jeder dieser Kolben wird
Schmelzorgan. zu einem Schmelzorgan, das den Zahnschmelz produziert. Die tiefste Zellenlage dieser Kolben besteht (bei 17 mm Steissscheitellänge) aus hohen Cylinderzellen, während die oberflächlichen mehr abgeplattet sind. Diese Zahnleiste dringt tiefer in das Mesoderm und die kolbige Anschwellung wird grösser (Fig. 204), hohe Cylinderzellen sind dabei überall dem Mesoderm zugekehrt, während das Innere des Kolbens rundliche Zellen erfüllen. Das Schmelzorgan bleibt noch längere Zeit mit der Zahnleiste in Verbindung, allein diese wird schmal, unregelmässig, ist schliesslich nur mehr auf einen dünnen Strang, den Kolbenhals, reduziert und wird endlich von mesodermalem Gewebe durchbrochen und in einzelne Teile zersprengt. In jeden Kolben dringt, in der zehnten Woche (Embryo von 3.2 cm), eine mesodermale Erhebung, die Zahnpapille ein, und zwar nicht am tiefsten Punkt, sondern lateral. Aus dem Kolben wird bald ein ansehnliches Gebilde mit dreierlei Zellenformen: die inneren, cylindrisch.

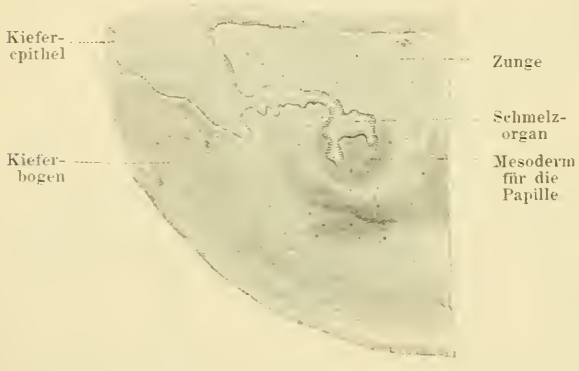


Fig. 203.
Menschlicher Fötus von 4 cm Länge, 11. Woche. Frontalschnitt. Unterkiefer.

heissen innere Schmelzzellen (Figg. 203 und 204) die übrigen, welche in weitem Bogen abstehend nach dem Kolbenhals hin zusammenlaufen, werden bald niedrig und heissen äussere Schmelzzellen (Figg. 203 und 204); die zwischen beiden liegende Zellenmasse wird durch reichliche Vermehrung der Intercellularsubstanz zu sternförmigen untereinander anastomosierenden Zellen, zur sogenannten Schmelzpulpa (Figg. 204 und 206 *SP*). Nur die inneren Schmelzzellen liefern, soweit sie die jungen Zahnkrone umhüllen, Schmelz = Substantia adamantinae (Figg. 206 und 210). Die Schmelzzellen am unteren Kolbenende, am sogenannten Umschlagsrand wachsen noch weiter in die Tiefe des Mesoderm und legen sich später an die Zahnwurzel. Diese Zellen produzieren aber nie Schmelz, sondern legen sich direkt an die äusseren an, und bilden die
Epithelscheide. Epithelscheide der Zahnwurzel (Figg. 205 und 206): sie wird nach und nach durchbrochen, mesodermale Zellen drängen die Reihen der

Schmelzzellen auseinander (Fig. 205), um das Periost der Zahnwurzel zu liefern. Reste dieser Epithelleiste bleiben aber zeitlebens in der Umgebung der Zahnwurzeln liegen. Die epitheliale Herkunft des Schmelzorganes in der ganzen bisher geschilderten Ausdehnung ist durch die vergleichende Embryologie der Wirbeltiere über jeden Zweifel erhaben.

Die Zahnpapille entsteht durch eine Wucherung der mesodermalen Zellen an dem lateralen Ende des jetzt glockenförmigen Schmelzorganes. Das Mesoderm antwortet auf die Wucherung des Kieferepithels sofort mit einer entsprechenden Wucherung. Die mesodermalen Zellen dringen gegen den Kolben vor, während gleichzeitig die Epithelzellen des Kolbens die kegelartige Papille hutartig umfassen (Fig. 204). Bei Embryonen von 3,2 cm Scheitelsteisslänge (zehn Wochen) finden sich in

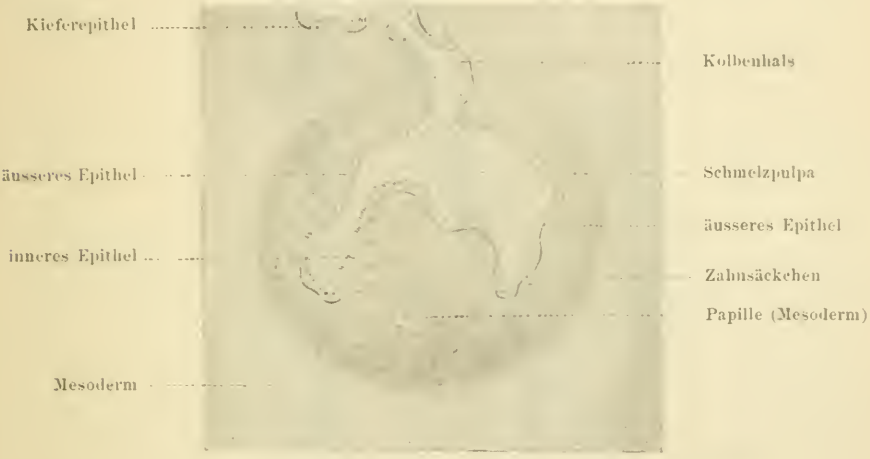


Fig. 204.

Schmelzorgan. Menschlicher Fötus, 4 cm Länge, 11. Woche. Schnitt durch den Unterkiefer. 40 mal vergr.

jedem Kiefer acht eingestülpte Papillen, bei 4 cm Länge (11½ Wochen) sind bereits alle zehn Papillen des Milchgebisses vorhanden.

Die Oberfläche der jungen Zahnpapille erhält bald eine Schichte, deren Zellen palissadenartig, dicht nebeneinanderstehen und später eine weiche stark lichtbrechende Substanz ausscheiden, die unverkalkt, sich in das Zahnbein, die Substantia eburnea verwandelt. Die zahnbildenden Zellen (Odontoblasten) wurzeln mit dem einen Ende in dem Mesoderm der Papille, mit dem anderen in dem neu entstandenen Zahnbein (Fig. 206). Die peripheren Zellenfortsätze verlängern sich mit dem Dickerwerden des Zahnbeines und verlaufen in den Zahnkanälen.

Gleichzeitig mit der Entstehung des Zahnbeines beginnt auch jene des Schmelzes. Die inneren Schmelzzellen produzieren von ihrer freien Fläche aus allmählich eine zusammenhängende Schmelzschichte, welche

das Zahnbein überlagert. Die so entstandenen Zahnscherbchen liegen auf der höchsten Kuppe der Papille und stellen den Anfang der Zahnkrone dar; mit besonderer Klarheit bei Reptilien zu beobachten (Figg. 205 und 206). Das Schmelzorgan, die Zahnpapille und der junge Zahn werden nach und nach von Fasern umschlossen, welche das Zahnsäckchen herstellen, das die ganze Zahnanlage umhüllt (Fig. 210).

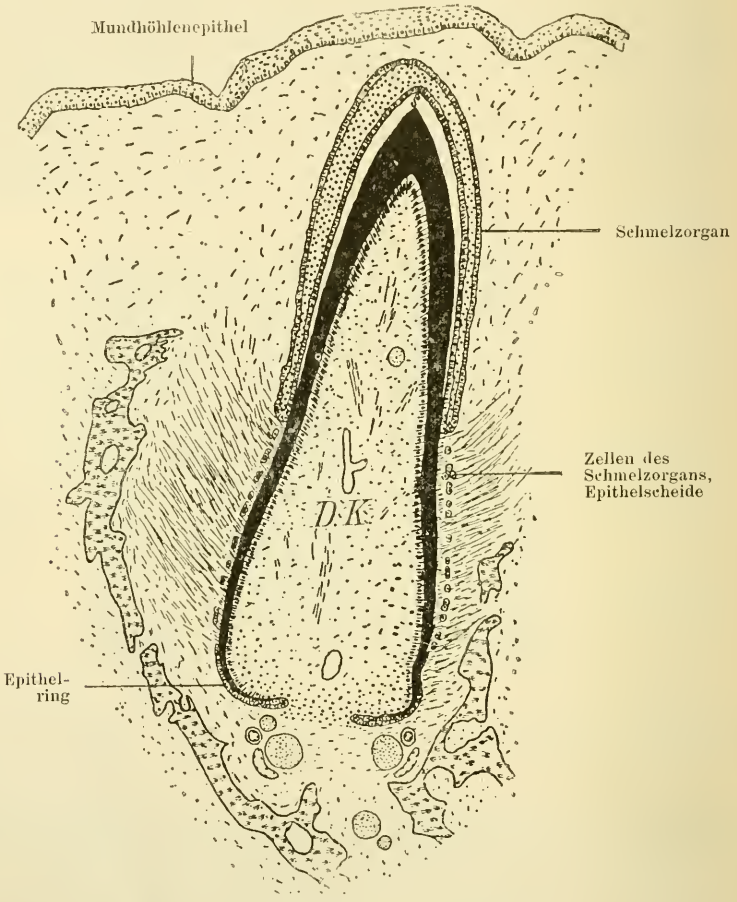


Fig. 205.

Zahn eines fast ausgewachsenen Fötus vom Krokodil. Der Zahn ist noch nicht durchgebrochen. Sein Schmelzorgan sitzt ihm wie eine Kappe auf, soweit der Schmelz reicht. Vom tiefsten Rande desselben erstreckt sich das Schmelzepithel in Form von einzelnen oder in Gruppen zusammenliegenden Epithelzellen entlang dem Dentinmantel der Zahnwurzel und endigt als geschlossener Epithelring. *DK* Dentinkeim. Das Zahnbein ist schwarz gehalten. 40 mal vergr. Nach Röse.

Den Schmelz deckt eine besondere, resistente Schichte, das Schmelzoberhäutchen (Cuticula dentis). Sie entsteht aus der oberflächlichsten Schichte (dem Deckel) der Schmelzzellen. — Schon bei der ersten Anlage zeigt der Eckzahn eine Papille mit zwei Erhebungen, die innere wird jedoch nicht weiter ausgebildet. Bei den Molaren bilden sich aber so viele Spitzen

an der Papille aus, als der Mahlzahn Höcker besitzt. Auf jeder Spitze bildet sich ein Zahnscherbchen, so dass die Anlage des Molaren kurze Zeit aus mehreren Einzelzähnchen besteht. Ihre Ränder treffen sich aber bald, verwachsen und es entsteht die zusammenhängende Krone des späteren Molaren. Von der 20. Embryonalwoche an beginnen die Schneidezähne zu verkalken. In der 24. Woche (6. Monat) haben auch die Eck- sowie Backzähne auf der grössten Papille ein Zahnscherbchen (Protoconus, Fig. 206). Zur Zeit der Geburt sind dieselben mit einander zu einer gemeinsamen Molarkrone verwachsen. Protoconus.

Die frühe Anlage und Entwickelung der Zähne erklärt die vergleichende Anatomie als eine Fortsetzung der bei niederen Wirbeltieren (Selachiern) auf der Hautoberfläche des Körpers vorhandenen Bezahnung. Die Hautzähne, ein unverkennbares Schutzorgan, setzten sich in die Mundhöhle hinein fort. Auf den Kiefern erlangten sie dann mit der höheren Funktion auch eine höhere Stufe der Ausbildung. Auch die Entstehung im Epithel mit Hülfe des Mesoderm ist eine primäre Erscheinung. Schon bei den niedersten Tierformen entstehen die Zähne nur unter der Beteiligung dieser beiden Gewebe.

Die im Ober- und Unterkiefer aufgereihten Zahnanlagen bilden die zuerst auftretende Zahnreihe: das Milchgebiss. Die daraus hervorgehenden Zähne sind den späteren ähnlich, aber von geringerer Grösse. Bei der Geburt sind sämtliche Milchzahnkronen jedoch in verschiedenem Grade ausgebildet. Die Unterschiede hängen mit der Zeit des Durchbruches zusammen. Die Bildung der Wurzel leitet den Durchbruch ein: der Zahn drängt gegen das Zahnfleisch; dieses wird dünner, der Durchbruch erfolgt und der Zahn tritt unter fortgesetzter Ausbildung der Wurzel mit seiner Krone auf dem Kieferrand hervor. Gegen den siebenten Monat brechen die medialen Schneidezähne des Unterkiefers durch; ihnen folgen jene des Oberkiefers. Die lateralen des Unterkiefers gehen dann jenen des Oberkiefers wieder voran. Mit dem zweiten Jahr ist in der Regel das Milchgebiss vollendet und ergiebt folgende Zahnformel:

	M	C	I	C	M	
Oberkiefer:	2	1	4	1	2	$= \frac{10}{10}$, also im Ganzen 20 Milchzähne.
Unterkiefer:	2	1	4	1	2	

Die Milchzähne sind vergänglicher Art, dem kleinen Umfang des kindlichen Kiefers angepasst. Mit der Vergrösserung der Kiefer entstehen noch die Molarzähne. Da sie grösseren Umfang besitzen als die Milchzähne und viel später zum Durchbruch gelangen, werden sie nicht mehr den Milchzähnen beigezählt. Sie bilden aber mit den Milchzähnen zusammen eine kontinuierliche erste Zahnreihe und entstehen auf folgende Weise: Die Zahnleiste ist hinter dem letzten Milchbackzahn mit der Vergrösserung der Kiefer kontinuierlich weitergewachsen. Das hintere Ende der Zahnleiste schwillt glockenförmig an und umwächst seitlich eine Papille für den ersten bleibenden Molaren (Fig. 207). Die Anlage der folgenden zwei bleibenden Molaren geht genau in derselben Weise vor sich wie die des ersten. Das hintere Ende der Zahnleiste ist weiter dorsal gewachsen, hat sich dann verdickt und beim

halbjährigen Kind die Papille auch für den zweiten Molaren umwachsen. Sobald dessen Anlage von der Zahnleiste abgeschnürt ist, wächst letztere nach beiden Seiten über den zweiten Molaren weiter dorsal, verdickt sich am Ende und umwächst etwa im fünften Lebensjahre die Papille des Weisheitszahnes. In ähnlicher Weise kann dann gelegentlich auch noch ein vierter Molar auftreten. Die bleibenden Molaren entwickeln

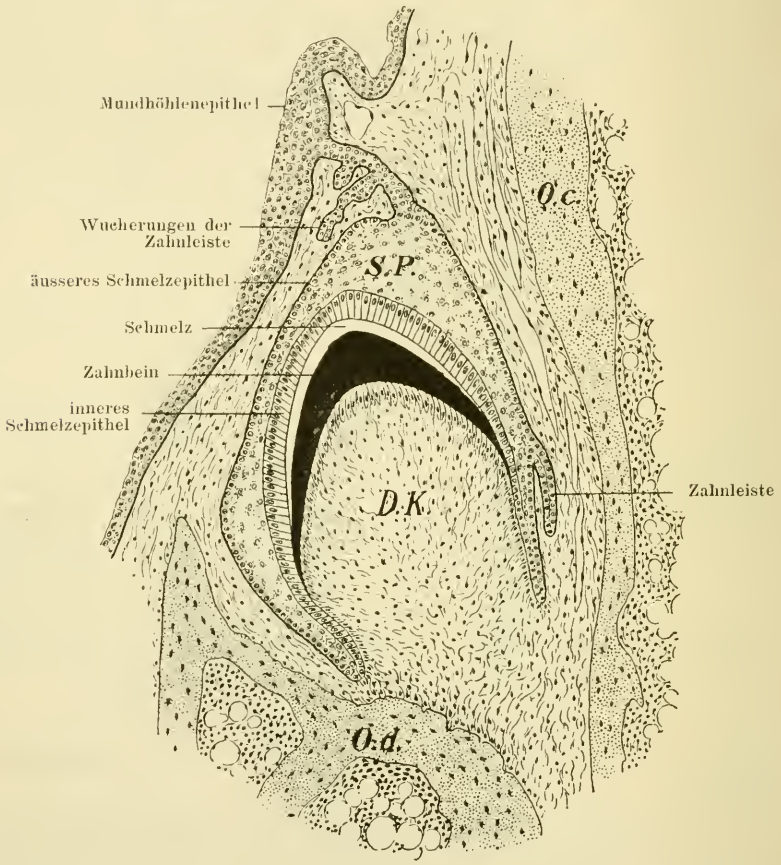


Fig. 206.

Frontalschnitt durch die mittlere Spitze vom verletzten Molaren des Unterkiefers. Chamäleon. Der Zahn ist noch nicht durchgebrochen. Das Schmelzorgan sitzt ihm wie eine Kappe auf, soweit der Schmelz (weiss) reicht. Vom tiefsten Rand desselben erstreckt es sich dem Zahnbeinmantel und der Zahnpapille entlang in die Tiefe des Mesoderm. Dort ist der Umschlagsrand. Das Zahnbein ist schwarz gehalten. 80 mal vergr. Nach Röse.
DK Dentinkeim (Pulpa), *Oe, Od* Alveole, *SP* Schmelzpulpa.

sich bekanntlich sehr langsam und brechen spät durch; im 5.—6. Jahre der erste bleibende Backzahn, er schliesst sich dem noch bestehenden Milchzahngebiss an; im 13. Jahre erscheint der zweite bleibende, erst im 17.—30. Lebensjahre kommt der dritte Backzahn (Dens sapientiae) zum Durchbruch; doch kann sein Durchbruch unterbleiben. Ob in solchen Fällen die Anlage überhaupt ausbleibt, ist noch nicht festgestellt.

Anlage der Ersatzzähne. Sie werden ausserordentlich früh angelegt (17. Woche) und nehmen gleichfalls von der epithelialen Zahnleiste ihren Ursprung. Von der Stelle an, wo sich die Schmelzorgane der Milchzähne von ihr abgelöst haben und nur noch durch einen Epithelstrang, den Kolbenhals in Verbindung geblieben sind, wächst die Epithelleiste noch weiter in die Tiefe des Mesoderms (Fig. 208). Hier bilden sich sekundäre Schmelzkeime für die permanenten Zähne. Es treten bald wieder kolbige epitheliale Verdickungen auf, in die sich nun die Papillen für die bleibenden Zähne einstülpen. Ihre Keime liegen anfangs konstant innerhalb der Alveole ihres Milchzahnes (Fig. 210) und labial, werden aber später ringsum von einer eigenen Alveole umgeben. Zur Zeit der Geburt sind die Keime der bleibenden Schneidezähne und des Eckzahnes schon mit eigenem Zahnsäckchen versehen (Fig. 210), als senfkorngrosse Knötchen zungenwärts von den entsprechenden Milchzähnen mit blossem Auge sichtbar. Die nun folgenden Vorgänge sind die gleichen wie bei der Genese der Milchzähne.

Bei den Ersatzzähnen kehren die schon im Milchzahngebiss vorkommenden Formen wieder, doch tritt an die Stelle der Milchbackzähne ein neuer Typus, die vorderen Backzähne: Praemolares. Zu den zwanzig Ersatzzähnen, welche an den vergrösserten Kiefern die Stelle der Milchzähne einnehmen, kommen dann noch die zwölf bleibenden Molaren, drei in jeder Kieferhälfte, wie oben schon erwähnt. Dadurch gestaltet sich die Zahnformel des menschlichen Gebisses für eine Kieferhälfte in folgender Weise:

	Wechselzähne				
	I	C	M		
Erste Serie:	1 2	1	1 2	(3) 1 (4) 2 (5) 3 = 8	
				M	
	1 2	1	1 2		
Zweite Serie:	I	C	Pm	(3) 1 (4) 2 (5) 3 = 8	
	Ersatzzähne				

Diese Formel zeigt in der Zeile der „ersten Serie“ die Milchzähne an, auch „Wechselzähne“ genannt und, in gleicher Linie fortlaufend, die bleibenden Molaren, welche niemals wechseln, obwohl sie in unmittelbarem Anschluss an das Milchzahngebiss entstehen. Die Formunterschiede der Zähne sind mit den Anfangsbuchstaben bezeichnet. In der „zweiten Serie“ sind die Ersatzzähne in dem definitiven Gebiss aufgeführt. Sie und die bleibenden Zähne sind mit fetten Zahlen gedruckt. Die bleibenden Mahlzähne werden von vielen Seiten zur ersten Zahnreihe gerechnet und als Milchzähne ohne verkalkte Nachfolger gedeutet (Leche).

Die Zahnreihen sind in der Regel vollständig geschlossen. Darin liegt ein kleiner Unterschied des menschlichen Gebisses von dem der Säugetiere, selbst dem der anthropoiden Affen. Gleichwohl ist das Gebiss des Menschen

in Übereinstimmung mit demjenigen der katarrhinen Affen und leitet sich wie dieses von noch tiefer stehenden Formen her. Paläontologie und vergleichende Anatomie haben diesen Nachweis geführt und auch die Entwickelungsgeschichte bietet hierfür eine Reihe von weiteren, wertvollen Belegen. Dahin gehört die epitheliale Herkunft des Schmelzorgans nicht allein bei Säugern, sondern auch bei Fischen und Amphibien. Ferner die Thatsache, dass Zähne und Hautschuppen bei Haifischen völlig gleichartige Bildungen sind. Sie entstehen ebenfalls infolge von Umwachsung eines Mesodermzapfens (Papille) durch eine glockenförmige Epithelmütze (Schmelzorgan). Dabei ist bemerkenswert, dass die Vorgänge im Epithel zuerst auftreten, gerade so wie bei den Haaren und Drüsen, deren Entstehung mit derjenigen der Zähne mannigfache Übereinstimmung aufweist. Die zahlreichen Modifikationen der Zahnbildung in den verschiedenen Tierklassen sind beachtenswert, aber so gross sie auch sein mögen, ein epithelialer Mantel und eine mesodermale Papille sind unbedingtes Erfordernis für die Zahnbildung. Das Fehlen eines Schmelzbelages kann durch Rückbildung herbeigeführt werden, wie z. B. die Edentaten den Schmelzbelag ihrer Zähne verloren haben. Dasselbe ist der Fall bei vielen rudimentären Zahngebilden, welche sich bei Krokodilen, Säugetieren und auch bei dem Menschen finden. Gerade bei ihm haben die Untersuchungen gezeigt, dass die schmelzlosen Zahnrudimente aus Überresten der epithelialen Zahnleisten entstanden sind. Ausser den Epithelsprossen, welche die Anlagen der Milch- und Ersatzzähne bilden, giebt die Zahnleiste nämlich noch Epithelpartikel ab, welche wie Ramifikationen in das Mesoderm eindringen. Die früher zusammenhängende Zahnleiste wird siebartig durchlöchert (Figg. 207 u. 209), mesodermale Massen treiben das früher einheitliche Gebilde auseinander. An jeder Epithelsprosse kann sich aber ein Schmelzorgan und damit im Zusammenhang auch eine Papille entwickeln (Dentes accessorii), wie solche zwerghaft an einem Eckzahn des Oberkiefers beobachtet wurden. Statt eines grossen Zahnes können auch mehrere kleinere auftreten. Mit einer Verschiebung der Zahnleiste hängt wohl die Heterotopie einzelner Zähne zusammen, wie das Vorkommen eines Backzahnes auf dem harten Gaumen. Das Auftreten von Zähnen in der Highmorshöhle, der Nasen- und Augenhöhle beruht wohl auf der Verschiebung eines aberranten Fortsatzes der epithelialen Zahnleiste und auf der geringen Entfernung all dieser Gebilde um die Zeit des fünften Fötalmonates.

Zahnrudimente.

Heterotopie.

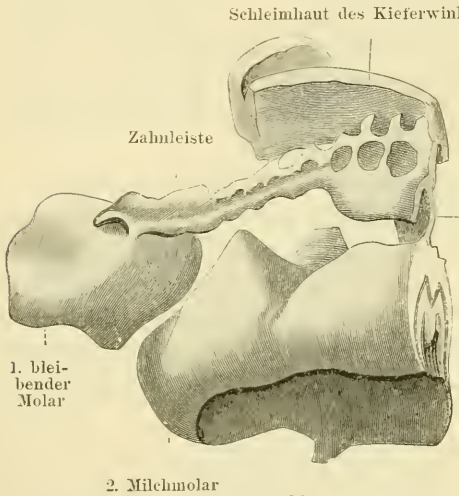


Fig. 207.

Rekonstruktion der Zahnleiste im Bereich des letzten Milchmolaren und die Epithelanlage des ersten bleibenden Molaren. Unterkiefer eines Neugeborenen. 7 1/2 mal vergr. Nach Röse.

Die Deutung der primären und sekundären Dentition, d. h. des Auftretens eines Milchgebisses mit später folgendem Zahnwechsel ist

schon oft versucht worden. Die Entstehung der bleibenden Zähne zungenwärts von den Milchzähnen, an der gemeinsamen Zahnleiste (Fig. 209), findet sich nach der übereinstimmenden Darstellung aller Forscher der älteren und neueren Zeit auch bei den Säugetieren. Der älteste Erklärungsversuch geht dahin, dass die beiden Dentitionen als alte Erbstücke von den Reptilien aufzufassen seien, welche mehrfache Dentition besitzen (polyphyodont sind). Bei den Säugetieren hätte nach dieser Annahme infolge höherer Spezialisierung die Zahl der Dentitionen allmählich abgenommen und wäre bis auf zwei reduziert worden. Die diphyodonten Gebisse der Säugetiere wären also, ganz allgemein ausgedrückt, von polyphyodonten Wirbeltiergebissen abzuleiten. Der schwerwiegende Einwurf, dass gerade die ältesten Säugetiere monophyodont sind, d. h. gar keinen Zahnwechsel besitzen, oder nur einen

Fig. 208.
Fötus von 30 cm Totallänge (6. Monat).

einzigen Zahn wechseln wie die Beuteltiere, die zweite Dentition also in der Säugetierreihe wieder erworben worden sei, darf als widerlegt gelten. Die Zahnentwickelung der Beuteltiere geht im Prinzip genau in derselben Weise vor sich, wie bei dem Menschen und den übrigen Säugern, nur mit dem Unterschied, dass die Ersatzleiste für die zweite Dentition keine oder nur einzelne Zahnanlagen liefert. Die Zähne der Beuteltiere sind mit wenigen Ausnahmen stehengebliebenen Milchzähnen homolog. Man ist also berechtigt, bei allen Säugetieren zwei Dentitionen anzunehmen und beide als ein altes Erbe aufzufassen (Röse). Dritte Dentition.

Diese Auffassung hat noch weitere bemerkenswerte Begründung erfahren durch die Untersuchung der Zahnwale. Ihre funktionierenden Zähne entsprechen Milchzähnen, bei deren Entwickelung lingualwärts wie bei den Beutlern Schmelzkeime einer zweiten Serie auftauchen, allein sie bilden sich wieder zurück. Sogar für die rudimentären, schon im embryonalen Leben wieder verschwindenden Zahnanlagen der Bartenwale sind Andeutungen einer zweiten Dentition vor-

handen (Kükenthal). Andere Forscher gehen noch weiter und sehen bei Säugern und selbst bei dem Menschen Spuren von unverkalkten Vor-Milchzähnen und ferner Anlagen einer sogenannten dritten Dentition, wodurch Zeichen für Vererbung mehrerer Zahnfolgen von den niederen Wirbeltieren her nachweisbar würden. Die dritte Dentition wäre imstande, das Vorkommen von „überzähligen Zähnen" z. B. der doppelten Reihe der Incisoren auf eine befriedigende Weise zu erklären.

Die verschiedenen Zahnformen (Figg. 206 und 207) stammen wohl von der einfachen Kegelform ab, wie sie sich besonders bei Fischen findet. Änderung der Nahrung hat dann die zahlreichen Abarten der Zähne herbeigeführt. Jedoch sind die Bedingungen, welche die einfache Kegelform schliesslich zu

Fig. 209.

Rekonstruktion der Zahnleiste zweier Milchschneidezähne des Unterkiefers mit den Epithelknospen für die entsprechenden bleibenden Zähne. Menschlicher Fötus von 30 cm Länge, etwa 24 Wochen alt. 20 mal vergr. Nach Röse. *J. l. I* Incisivus lacteus 1, *J. l. II* Incisivus lacteus 2, *DK* Dentinkeim.

einer Krone aus mehreren Kegelspitzen oder Höckern herbeigeführt haben, noch nicht festgestellt. Ob ein mehrspitziger Zahn durch allmähliche Umwandlung aus einem einspitzigen Zahn entstanden ist, oder aber durch Verwachsung aus mehreren einspitzigen Zähnen, wird vielfach diskutiert. Umbildungs- und Verwachsungstheorie ringen noch um den Sieg; die erstere mit vielen guten Gründen. Ausgebildete Zähne unter der Kopf- und Bursthaut sind meist in Afterbälge eingeschlossen. Ohne Balg sind sie auf Schleimhäuten, wie unter der Zunge und im Magen beobachtet. Am häufigsten finden sie sich in den Ovarien mit Haaren zusammen. Haare und Zähne sind entwickelungsgeschichtlich nahe verwandt (Waldeyer).

Robin und Magitot, Journ. de la Phys. 1860 61. v. Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 12. 1863. Waldeyer in Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871; und Festschr. f. Henle. Bonn 1882. Hertwig, O., Jenaische Zeitschr. Bd. 8. 1874; und Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11. Suppl. 1874. Röse, Arch f. mikr. Anat. Bd. 38. Derselbe, Anat. Anz. Bd. 7 u. 8. 1892. Kükenthal, Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 28. 1893. — Eine eingehende Beleuchtung dieser Fragen enthalten: Schwalbe, G., Referat in Anat. Anz. 1894, Verh. mit 77 Nummern, Röse in Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgesch. 1895, mit 228 Nummern im Schriftenverzeichnis. Leche, W., Zur Entwickelungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. Bibliotheca Zoologica. Heft 17. Stuttgart 1895. Mit vielen Tafeln.

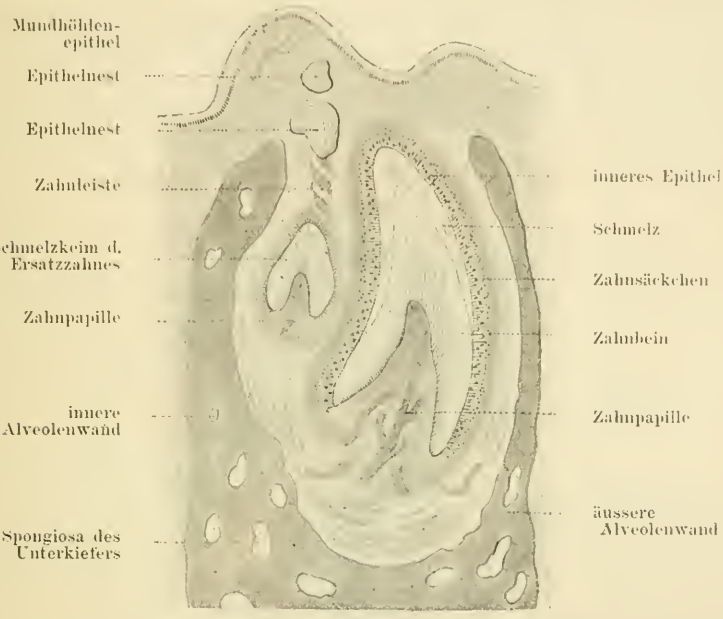


Fig. 210.

Kind. 3 Wochen alt. Senkrechter Schnitt durch den Unterkiefer mit dem Milch- und Ersatzzahn.

i) Drüsen des Darmsystems.

Schilddrüse und Thymus.

Schilddrüse und Thymus sind Derivate des Entoderm im Kopfdarm und zwar ist ihre erste Anlage an die Kiemenspalten gebunden. Später löst sich die epitheliale Anlage von der Verbindung mit der Mundhöhle los, so dass bei dem Erwachsenen jeder Zusammenhang fehlt. Durch diesen Entwickelungsgang ist den beiden Drüsen ihre Stelle in der systematischen Aufzählung der Anatomie des Menschen oder der Tiere endgültig angewiesen: sie sind Organe des Darmsystemes.

Die Schilddrüse, Glandula thyreoidea,

entsteht aus drei Anlagen, einer unpaaren und aus zwei paarigen. Die unpaare oder vordere Schilddrüsenanlage entsteht nach Art

anderer Drüsen in Form einer Einwachsung des Epithels des Bodens der Mundhöhle. Die Stelle liegt genau in der Medianebene zwischen den Enden der zweiten Kiemenbögen. Diese Anlage löst sich bald von ihrem Mutterboden ab, senkt sich in die Tiefe und wächst zu einem querliegenden Epithelband aus, das sich in ein Netzwerk von Zellbalken auflöst (Fig. 211). Dann rückt sie mit der Aortenwurzel an der ventralen Seite des Kehlkopfschlitzes vorbei nach hinten; der ganze Weg, den sie dabei zurücklegt, ist ein sehr ansehnlicher, wenn man erwägt, dass die ursprüngliche Entstehungsstelle zwischen Zungenwurzel und Zungenkörper liegt, am Foramen caecum. — Die Zellbalken der vorderen Schilddrüsenanlage fassen blutgefüllte Kapillaren zwischen sich schon bei Embryonen von 18 mm. Die Zellbalken bestehen peripher aus einem Cylinderzellenlager, in der Tiefe sind runde Kerne mit undeutlich ge-

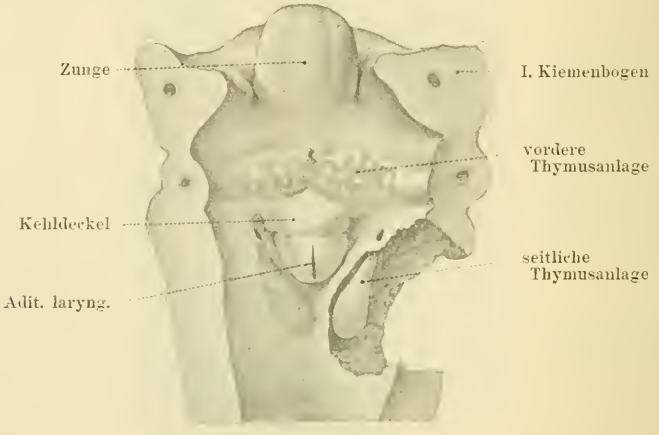


Fig. 211.
Boden der Mundhöhle, halbschematisch, mit den Schilddrüsenanlagen, von hinten gesehen.

schiedenem Protoplasma. Umgeben sind die Zellbalken von mesodermalem Gewebe.

Die paarigen oder seitlichen Schilddrüsenanlagen liegen weiter rückwärts als die vordere Anlage und zwar, in der Querlinie des hinteren Endes der Kehlkopfspalte (bei Schweinsembryonen von 14 mm Nackenlänge). Sie haben dabei das Aussehen einfacher, schlauchförmiger Drüsen, die mit verschmälertem Halse von der Seitenwand des Schlundes und zwar von ventralen Ausstülpungen der vierten Kiemenspalten ausgehen (Fig. 211). Sie ziehen im Bogen um den Aditus laryngis ventralwärts herum. In der ganzen Länge des Schlauches existiert ein deutliches Lumen. Die Epithelbekleidung ist mehrschichtig. Bei Schweinsembryonen von etwas über 20 mm Scheitelsteisslänge verschmelzen die erweiterten seitlichen Schilddrüsenanlagen mit den Zellbalken der vorderen. Sowohl jetzt, wie noch einige Zeit später lässt sich der verschiedene

histologische Bau der beiden Anlagen erkennen. Endlich werden die seitlichen Teile in ein Zellbalkennetz umgewandelt, wie die vordere Anlage. Sie liefern die seitlichen Lappen der Schilddrüse, während die vordere Anlage den Processus pyramidalis und die mit ihm zusammenhängenden Partien der Schilddrüse herstellt.

Processus pyramidalis.

Die vordere Schilddrüsenanlage lässt den Processus pyramidalis entstehen, der in der Regel mit dem Zungenbein irgend eine Verbindung besitzt. Man findet Drüsensubstanz vor — hinter — selbst im Innern des Zungenbeines (Nebenschilddrüsen). Die Schilddrüse erscheint schon bei den Ascidien und dem Amphioxus am Boden des Kiemendarms als eine Rinne, die als Drüse fungiert. Bei den Neunaugen trifft man dieselbe Bildung (Hypobranchialrinne); bei der Weiterentwickelung der Neunaugen verliert diese Rinne die Kommunikation mit dem Vorderdarm und wird abgeschnürt. Bei sämtlichen übrigen Wirbeltieren wuchert in derselben Gegend des Vorderdarms das Entoderm zur Bildung der Thyreoidea.

Bei den Selachiern sollen auch paarige Schilddrüsenanlagen vorhanden sein, die ebenfalls aus dem Entoderm des Kopfdarmes hervorgehen (Supraperikardialkörper v. Bemmelen). Bei den Batrachiern, den Reptilien und Vögeln sind Schilddrüsen nachgewiesen. Überall entspringen sie aus dem Entoderm des Kopfdarmes, lösen sich später vom Epithel los und werden von Mesoderm umgeben. Hinsichtlich ihrer definitiven Lage und Ausbildung bestehen erhebliche Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Wirbeltierarten.

Die Entstehung der unpaaren Schilddrüsenanlage war schon Remak bekannt. Die zwei von den vierten Kiemenspalten jeder Seite ausgehenden Anlagen hat Stieda nachgewiesen.

Stieda, L., Untersuchungen über die Entwickelung der Glandula thymus, Glandula thyreoidea und Glandula carotica. 2 Taf. Leipzig 1881. Born, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22. 1883. Varianten der Entwickelung siehe bei Streckeisen, Virchows Arch. Bd. 103. 1886.

Thymus.

Die Thymus geht aus der inneren dritten Kiementasche hervor. Diese Tasche liegt ventralwärts gerichtet, in der Nähe der Perikardialhöhle und ist mit geschichtetem Epithel überzogen. Der erste Beginn zeigt ein deutliches Lumen d. i. einen Drüsenkanal. Bald verlängert sich die Anlage beträchtlich, wobei die blinden Enden zur Seite des Austrittes des ventralen Aortenstammes aus dem Perikard liegen. Bei Schweinsembryonen von 13 mm hängen die paarigen Thymusanlagen durch die nunmehr allerdings verengte Tasche der dritten Kiemenspalte noch mit der seitlichen Schlundwand zusammen und zwar dort, wo sich das ventrale Ende des Aditus laryngis befindet. Auch nach Lösung der Verbindung behält der Anfang des Thymusschlauches noch diese Lage, aber das umgebogene blinde Ende lagert sich dicht am Perikard neben der Austrittstelle der Aorta aus demselben. Mit der Rückwärtsver-

schiebung des vorderen Herzendes wandert auch das Ende der Thymus nach hinten.

Der epitheliale Strang der Thymusanlage zeigt seiner ganzen Länge nach ein deutliches Lumen, umgeben von einem mehrschichtigen Epithel (Schweinsembryonen von 18 mm Scheitelsteisslänge). Bei etwas älteren Embryonen sind die Schlundverbindungen geschwunden und die Thymus liegt jetzt beiderseits isoliert in dem Mesoderm. Später treibt das anfangs einfache Rohr seitliche, solide Äste ganz nach der Art, wie sich sonst eine Drüsenanlage verzweigt (Schweinsembryonen von 25 mm Scheitelsteisslänge). Die Epithelbekleidung der dritten Kiemen-

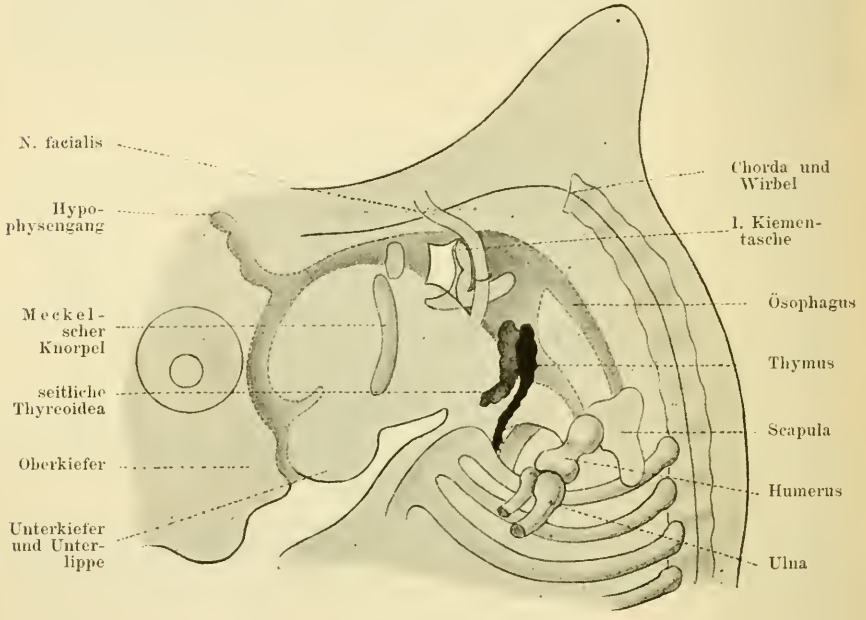


Fig. 212.

Vorderrumpf eines menschlichen Embryo von 13,8 mm Länge. Stirn und Neuralrohr sind nicht dargestellt, dagegen die Lage der Thymus und der Thyreoidea. 18 mal vergr. Nach His.

spalte, von der der Thymusstrang ausgeht, bleibt lange Zeit in Form eines massigen Epithelagers erhalten. Es reicht anfangs bis zum Ektoderm. Diese ektodermale Verbindung verschwindet aber nach einiger Zeit.

Die Abstammung der Thymus vom Entoderm und zwar vom Epithel des Schlundes hat zuerst Kölliker beschrieben. Sie ist wie die Schilddrüse schon bei niederen Wirbeltieren nachweisbar und entspringt bei allen Wirbeltierklassen aus dem entodermalen Überzug der Kiemenspalten. Das Ektoderm hat keinen Anteil. Die Thymus der Selachier und Knochenfische leitet sich aus Epithelwucherungen aller Kiemenspalten her. Bei den Knochenfischen verschmelzen die einzelnen Anlagen frühzeitig, noch ehe sie sich von dem Mutterboden abgeschnürt haben. Bei den Reptilien und Vögeln bildet sich

auf die nämliche Weise auf jeder Seite der Luftröhre ein länglicher Gewebsstreifen. Bei den Reptilien beteiligen sich noch drei Kiemenspalten, bei den Vögeln zwei, bei den Säugetieren wohl nur die dritte an der Herstellung des Organes. In allen Fällen wird es von Mesoderm, besonders von Lymphkörperchen durchwachsen, welche in grosser Menge zwischen die Epithelzellen hineinwandern. Dadurch gewinnt die Thymus das Aussehen eines lymphoiden Organes, in welchem sich die Epithelreste zum Teil nur noch in sehr kleinen kugeligen Partien als Hassallsche Körperchen erhalten. Die Thymus wird also aus einem ursprünglich entodermalen und dadurch epithelialen Organ in ein mesodermales Organ, das Lymphkörperchen bildet, verwandelt. Ob man deshalb berechtigt ist, sie den Lymphdrüsen zuzurechnen, ist nicht endgültig entschieden. Ebenso verlangt das Verhalten in der Tierreihe weitere Untersuchung. Bei Selachiern und Amphibien geht die Anlage der Thymus von dorsalen, bei Säugetieren von ventralen Teilen der Kiemenspalten aus. Ob dies eine bedeutungslose Variante des Ursprunges ist oder eine Folge tieferer Verschiedenheit, bedarf noch der Aufklärung. — Die bedeutende Entwickelung im Fötalleben und die Rückbildung um Ende des zweiten Jahres ist aus der Anatomie bekannt. Doch verschwindet die Drüse niemals vollständig (Waldeyer).

v. Kölliker, Gewebelehre. 2 Aufl. — de Meuron, Recueil Zoologique Suisse. Auch als Genfer Dissertation erschienen. — Born, a. a. O. — Piersol, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 47. 1888.

Nebendrüsen der Schilddrüse.

In unmittelbarer Nähe der Schilddrüse des Menschen und einiger Säuger liegen eigentümliche epitheliale Organe, die als paarige Drüsen beschrieben sind (Sandström). Die kleinen 4—5 mm im Durchmesser haltenden Knötchen, rotbraun, rundlich, werden Glandulae parathyreoideae genannt. Es kommen an der Seitenlappen je zwei Paare vor, das eine Paar ist lateral, das andere medial an jedem Seitenlappen gelagert. Wegen des Baues werden sie auch innere und äussere Epithelkörper genannt. Die äusseren gehen aus der Thymus hervor und zwar von ihrer kranialen Partie (Katzenembryonen von 18,6 mm), die inneren Epithelkörper gehen aus dem Gewebe der Thyreoidea hervor (Katzenembryonen von 25 mm Länge, Jacoby). Äussere und innere Epithelkörperchen haben also einen sehr verschiedenen Mutterboden, nehmen aber schon bei einem Embryo von 40 mm Länge den gleichen histologischen Bau an.

Den Glandulae parathyreoideae wird eine sehr nahe funktionelle Beziehung zur Schilddrüse und damit eine verwandte histologische Stellung beigelegt. Der bei erwachsenen Nagern besonders bei Kaninchen nach Wegnahme der Schilddrüse beobachtete Wegfall der Kachexie sollte mit dem Vorhandensein der Epithelkörper sich erklären. Sie wären gleichsam embryonales Ersatzmittel. Die Untersuchungen sind weder hierüber noch über ihre Entwickelung völlig abgeschlossen, denn einige Beobachter leiten die Epithelkörper von dem Epithel der inneren Kiemenfurchen ab (Prenant, La Cellule. Tom. 10. 1894).

Schaper, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1895. — Jacoby, Anat. Anzeiger Bd. 12. 1886.

Glandula carotica.

Bei dem Menschen liegt die Glandula carotica regelmässig als ein abgeplattetes Knötchen von 5—7 mm Länge, 2—4 mm Breite zwischen Carotis interna und externa, bei den Säugern wechselt die Lage etwas. Die Genese ist folgende: An der Adventitia der Carotis communis entsteht eine bindegewebige Verdickung, in welche schon früh ein Gefäss sich abzweigt. Die Vaskularisation nimmt allmählich zu und verleiht dem Organ ein besonderes Gepräge (Kastschenko, Paltauf, Jacoby). Dazu kommt ein grosser Reichtum von Nervenzellen und Nervenfasern. Die Glandula carotica stammt also nach diesen Autoren nicht vom Entoderm des Kopfdarms ab, ist keine Drüse im embryologischen Sinne und hat morphologisch nichts mit der Schilddrüse und Thymus zu thun.

Die Betrachtung der Carotidendrüse gehört nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse streng genommen in den Abschnitt „Gefässsystem". Es sind lediglich Gründe der übersichtlichen Darstellung, welche es wünschenswert erscheinen lassen, die Halsorgane an dieser Stelle zu berücksichtigen. — Die Carotidendrüse der Vögel (Schaper), der Reptilien und der Batrachier soll nicht homolog sein derjenigen des Menschen. Leydig hat auf die sogenannten Axillarherzen bei Chimära hingewiesen, die wie bei den Rochen und Haien einen drüsigen Charakter haben und in die Reihe der Blutgefässdrüsen gehören. Vielleicht ist mit Rücksicht darauf die Carotisdrüse unter den Wirbeltieren doch auch von sehr hohem Alter und reicht in der Tierreihe weiter zurück, als man zur Zeit anzunehmen berechtigt ist.

Kastschenko, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30. — Schaper, Ebenda. Bd. 40. — Jacoby, a. a. O.

Die Leber.

Die Leber ist die erste der Drüsenanlagen des Darmsystemes; Pankreas und Lunge folgen. Bei dem menschlichen Embryo von 3,2 mm Länge erhebt sich die Leberanlage, aus Entodermzellen bestehend, in Form eines hohlen, weiten Ganges. Er dringt in das vordere Magengekröse, Mesogastrium anterius und endigt blind, aufsteigend gegen das Septum transversum. Mesodermzellen, welche von dem Mesogastrium und der primitiven Darmwand abstammen, umgeben diesen Gang in solch reichem Maasse, dass dadurch eine hutartige Verdickung, der Leberwulst entsteht, welcher dem blindsackförmigen Ende des Leber-Ganges aufsitzt (Fig. 213). Der Lebergang geht zwischen Magen und Dottergang in kranialer Richtung ab. Er ist auf dem Querschnitt nicht rund, sondern oval, besonders am kranialen Ende. Der Gang hat bei dem Embryo von 4,25 mm eine Länge von 0,24 mm. Bei dem Embryo von 8 mm teilt sich der früher unpaare Lebergang in zwei Äste (Fig. 214). Schon jetzt ist also der spätere Ductus choledochus erkennbar, obwohl er noch sehr kurz ist; ebenso sind seine beiden hervorragenden Seitenäste, die sog. primitiven Leberschläuche, angelegt (Fig. 214), welche später Ductus hepatici genannt werden. Die Leberschläuche treiben demnächst solide Sprossen, die aus den Abkömmlingen der Entodermzellen gebaut sind,

wie dies bei allen Drüsen des Darmsystems der Fall ist. Diese Sprossen sind bei einigen Wirbeltieren gleich von Anfang an hohl (Selachier, Amphibien), bei anderen sind sie dagegen solid und erhalten erst später einen Drüsenkanal. Die soliden cylindrischen Sprossen der Warmblüter heissen „Lebercylinder". Bei dem raschen Wachstum des Organs werden beständig neue Lebercylinder produziert, sie breiten sich nach allen Seiten aus, geraten dicht aneinander, verwachsen schliesslich und bilden dadurch ein Netzwerk, dessen Maschen von Blutgefässen erfüllt werden. In jedem Leberläppchen des Erwachsenen finden sich demnach viele netzförmig verbundene Leberschläuche dicht aneinander liegend.

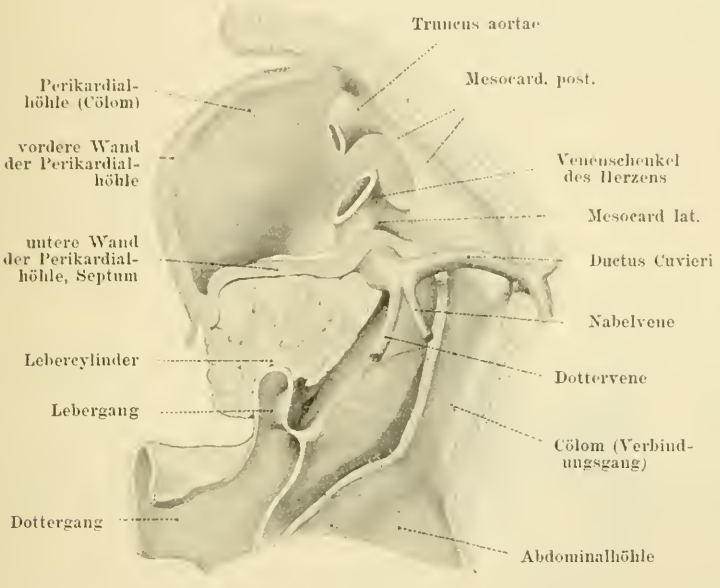


Fig. 213.

Lebergang und Lebercylinder mit Septum transversum. Menschlicher Embryo, 3 mm lang. 16 mal vergr. Die laterale Wand der Perikardialhöhle entfernt. Nach einem Plattenmodell und einer Figur von His.

Nachdem dieselben später hohl werden, müssen auch die engen Kanälchen, die späteren Gallenkapillaren, netzförmig miteinander zusammenhängen; dieser Nachweis ist an der Leber vieler Tiere geführt. Bei dem Menschen sind noch nicht alle Einzelheiten festgestellt. Der tubulöse Bau des Organs schwindet schliesslich bei der Feinheit der Gallenkapillaren und der häufigen Anastomose der Leberschläuche, wobei ihre Epithelzellen die sonst bei Drüsen übersichtliche Anordnung verlieren und das reguläre Verhalten zum Lumen des Schlauches aufgeben. So kommt ein verwickeltes Durcheinander von Zellenreihen, Gallenkapillaren und Blutgefässen zustande. Leberzellen begrenzen zwar noch feine Lumina der früher einfacheren embryonalen Leberschläuche, aber nicht

bloss mit einer Stelle ihrer Oberfläche, sondern mit verschiedenen Stellen. Das sekretorische Leberparenchym leitet sich also in seiner Totalität von Entodermzellen her, welche in den Leberschläuchen und den Lebercylindern bei dem Erwachsenen verändert, eine rapide Vermehrung und einen Funktionswechsel erfuhren. Aus den letzten Verzweigungen des Lumens, welches sogleich in den Leberschläuchen und später auch in den Lebercylindern auftritt, gehen die weitverzweigten Gallengefässe samt den Gallenkapillaren hervor. Aus den Zellen der dichtgedrängten Lebercylinder entstehen dagegen die zelligen Elemente der Leberläppchen.

Mesoderm begleitet überall die Lebercylinder und liefert die Bindesubstanz, deren Bestandteile als Capsula fibrosa (Glison) in der letzten Zeit bis in das Innere der Leberläppchen hinein genau festgestellt werden konnten. In dem die Lebercylinder umgebenden Mesoderm entstehen gleichzeitig von der Nabelvene her reiche Blutbahnen. Die Nabelvene wird später von den beiden Leberschläuchen umfasst, zahlreiche Gefässsprossen wachsen zwischen die Lebercylinder hinein und durchdringen das ganze Organ. Das einströmende Blut verlässt die Drüse durch die Lebervene. In diesem Zustand findet man die Leber schon bei dem Embryo von vier Wochen. Ein Teil der Leberanlage liegt zwischen den zwei Venenstämmen, welche durch die Vereinigung der Nabel- und Dottervenen entstehen. Mit dem weiteren Wachstum werden aber diese Venenstämme mit Hülfe von Mesoderm, das mit dem Septum transversum zusammenhängt, in das Leberparenchym eingeschlossen.

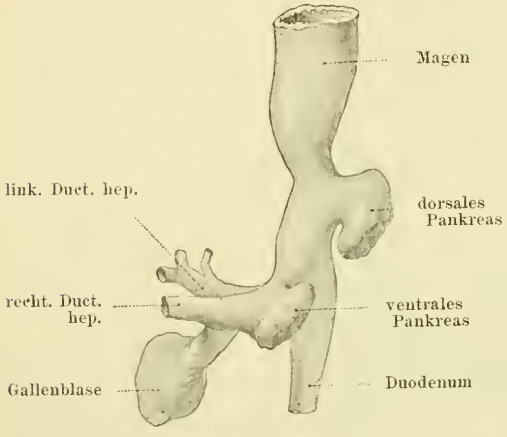


Fig. 214.

Gallenblase und Leberschläuche = Ductus hepaticus bei dem menschlichen Embryo von 4 Wochen. 75 mal vergr. Nach Felix.

Die Gallenblase ist bei dem männlichen Embryo von 8 mm ein ansehnlicher blindendigender Gang, der von dem Lebergang in kaudaler Richtung abgeht (Fig. 214). Die Auskleidung rührt ebenfalls vom Entoderm her, wie jene des Leberganges und das Mesoderm von demjenigen des Magengekröses. Beachtenswert ist die Abgangsstelle des Gallenganges dicht am Darmrohr. Wächst später die Gallenblase in die Länge, dann erscheint der Ductus cysticus. Wächst der Lebergang kanalartig in die Länge, dann wird die Leber mehr und mehr zu einer selbständig abgegliederten Anhangsdrüse des Darms.

Die Leberanlage ist einfach bei Amphioxus, den Selachiern und Amphibien. Verdoppelt erscheint sie bei Vögeln in Form eines kranialen und eines kaudalen Ganges und zwar erscheint zuerst der kraniale. Die Gallenblase kommt von dem kaudalen Gang. Kaninchen und Mensch besitzen einen einzigen Lebergang; er giebt auch der Gallenblase den Ursprung; doch ist auch die Meinung ausgesprochen, diese beiden Wesen besässen zwei Lebergänge und zwar wie die Vögel einen kranialen und kaudalen, welche beide direkt von der Darmwand kommen sollen. Es sprechen einige Varietäten für diese Darstellung. Ausser den beiden Leberschläuchen, welche zu den Ductus hepatici werden, treten an dem Boden der Leberpforte noch grössere Gallengänge auf, die mehrfach untereinander anastomosieren und hier und dort mit einem kolbigen Anhange versehen sind. Es sind wohl Lebercylinder, die eine nur unvollkommene Entwickelung erfahren haben. Über die Entwickelung der traubigen Schleimdrüsen, welche am Anfange des Ductus hepaticus so zahlreich sind und auch in der Gallenblase, besonders in der Gegend des Halses vorkommen, ist noch nichts genaueres ermittelt. — Die symmetrische Form der embryonalen Leber erklärt sich vollkommen durch die Teilung des unpaaren Leberganges in zwei Leberschläuche (Fig. 214). Der linke Leberschlauch, später Ductus hepaticus sinister, zerfällt sehr bald in kleinere Äste. Bei dem Kaninchen und dem Menschen kommen gleichzeitig mit der Leberanlage cylindrische Gebilde vor, die Zotten genannt werden. Es giebt zweierlei Arten: solche, die von der Herzbeutelwand ausgehen und zwar von jener Stelle, die als Septum transversum bezeichnet wird (Fig. 194), sie sind mesodermaler Natur; andere Zotten stammen vom Epithel des Dottergangs, der sich in nächster Nähe befindet (Fig. 126) und sind entodermaler Natur. Diese Dottergangszotten stammen also wie diejenigen des Leberganges von dem Darmsystem, denn Dottersack wie Dottergang gehören zu demselben. Beiderlei Arten von Zotten werden zusammengenommen bald als Leberwulst, bald als Vorleber bezeichnet.

Remak, a. a. O. — Götte, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1867. — His, Arch. f. Anat. 1881. — Uskow, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22. 1883. — Felix, Arch. f. Anat. 1892.

Die Bauchspeicheldrüse, Pankreas.

Die Bauchspeicheldrüse entsteht aus zwei getrennten Anlagen. Die eine dorsale geht direkt aus dem Duodenum hervor, unmittelbar hinter der Cardia. Bei dem Embryo von 8 mm (vier Wochen) ist diese Anlage ein kleiner kugliger Knopf, der mit wenig verschmälertem Hals von dem Epithelrohr ausgeht. Die zweite oder ventrale Anlage ist von der vorhergehenden durch einen Zwischenraum getrennt und sogleich bei ihrem ersten Auftreten mit dem Lebergang in Verbindung (Fig. 215). Sie entsteht also nicht unmittelbar aus dem Duodenum, sondern geht, streng genommen, aus dem Anfang des Leberganges hervor, dort, wo er sich aus dem Duodenum entwickelt. Bei dem fünfwöchentlichen Embryo sind die Anlagen schon in die Länge gewachsen und zeigen eine Zusammensetzung aus mehreren Drüsenbläschen, namentlich die dorsale, während die ventrale mit dem Lebergang verbundene noch klein und nur aus wenigen Drüsenbläschen besteht. Sie mündet wie im frühesten Beginn gemeinsam mit dem Lebergang in das Darmrohr (Fig. 215). In

der siebten Woche treten die Drüsenanlagen miteinander in Verbindung (Fig. 216) und zwar an einer Stelle, die genau derjenigen des reifen Pankreas entspricht, wo der Santorinische Gang vom Pankreasgang (Wirsung) sich abzweigt. Gleichwohl entspricht der kleine Ausführungsgang (Santorini) des Erwachsenen nicht der kleinen, sondern demjenigen Teil der grossen Drüsenanlage, welcher zwischen der Verschmelzungsstelle mit der kleinen Drüse und dem Darm liegt (Fig. 216).

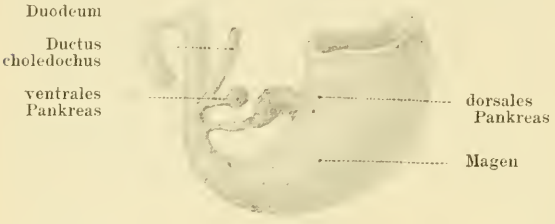


Fig. 215.

Pankreas-Anlagen. Menschlicher Embryo, 5. Woche. Nach Hamburger. Platten-Konstruktion.

Beim Schaf existieren auch zwei Pankreasanlagen, ebenfalls dorsal und ventral an dem Duodenum, doch geht der Ausführungsgang der dorsalen Drüsenanlage, d. h. der Ductus Santorini zu Grunde. Die Katze und das Ziesel haben ebenfalls zwei Anlagen (Stoss). Das Hühnchen hat drei, und die erste Anlage ist am vierten Tage schon nachweisbar. Alle drei Anlagen sollen zur Entwickelung kommen, auch bei den Amphibien sind drei Anlagen des Pankreas nachgewiesen (Unke [Götte] und Triton alpestris [Göppert]), wobei zu bemerken ist, dass die ventralen Anlagen symmetrisch von beiden Seiten des Leberganges ausgehen. Bei den Amphibien kommt also eine Anlage direkt aus dem Darmrohr, die andern aus dem Lebergang, später findet die Vereinigung der drei Anlagen zu einem Ganzen statt. Andere Larven, wie Bufo vulgaris und Rana temporaria, verhalten sich gleich. Wahrscheinlich sind alle Amphibien im Besitz einer dorsalen und zweier ventraler Anlagen des Pankreas und bei allen Amphibien besteht eine enge Verbindung zwischen Leber und Pankreas. Endlich ergiebt sich, dass auch Fische mehrfache (bis vier) Pankreasanlagen besitzen. Für die Reptilien und Selachier liegen noch keine entscheidenden Beobachtungen vor.

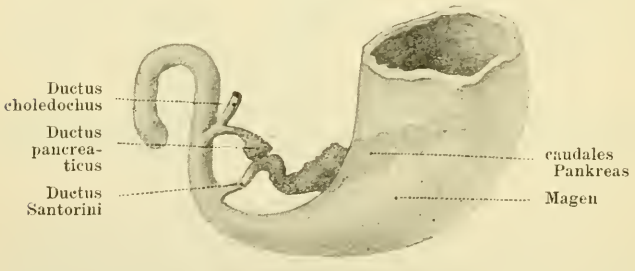


Fig. 216.

Pankreas-Anlagen eines 6 wöchentlichen menschlichen Embryo. Nach Hamburger.

Die Ursprungsverhältnisse der Bauchspeicheldrüse sind an mehreren menschlichen Embryonen aus den frühesten Entwickelungsstufen nachgewiesen,

sodass hinreichende Sicherheit für die obigen Angaben vorliegt. Überdies bieten die Forschungen an den Säugern und an den übrigen Wirbeltierklassen eine breite Grundlage, welche nicht bloss die Ergebnisse an den menschlichen Embryonen festigt, sondern auch Gemeinsamkeit der Organisation unverkennbar darthut.

Neuestens wird berichtet, bei menschlichen Embryonen von nur 4,9 mm Nackensteisslänge bestehe die Bauchspeicheldrüse ebenfalls aus drei Anlagen, die vollständig von einander getrennt seien: einer dorsalen, die dem Epithel des primitiven Duodenum angehört und zwei ventralen, die von der rinnenförmigen Anlage des Ductus choledochus ausgehen. Bei Embryonen von 6—10 mm sind die ventralen Bestandteile des Pankreas schon verschmolzen und deshalb nur zwei zu finden. (Jankelowitz, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.) Durch diesen Nachweis werden die Varianten in der Zahl und Anordnung der Ausführungsgänge verständlich und überdies wird die Übereinstimmung des Verhaltens beim Menschen mit der überwiegenden Mehrzahl der niederen und höheren Wirbeltiere in dieser Hinsicht nachgewiesen, sofern sich diese Angaben bestätigen.

Götte, Die Unke, a. a. O. — Zimmermann, Anat. Anz Verhandl 1889. — Göppert, Morpholog. Jahrb. Bd. 17. 1891 und Bd. 20. 1893. — Felix, Arch. f. Anat. 1892. — Stoss, Deutsche Zeitschr. f. Tiermed. Bd. 16. 1892; und Diss. Erlangen 1892. — Hamburger, Anat Anz. 1892. — von Kupffer, Münch. med. Abhandl. 1892. — Stöhr, Anat. Anz. 1893.

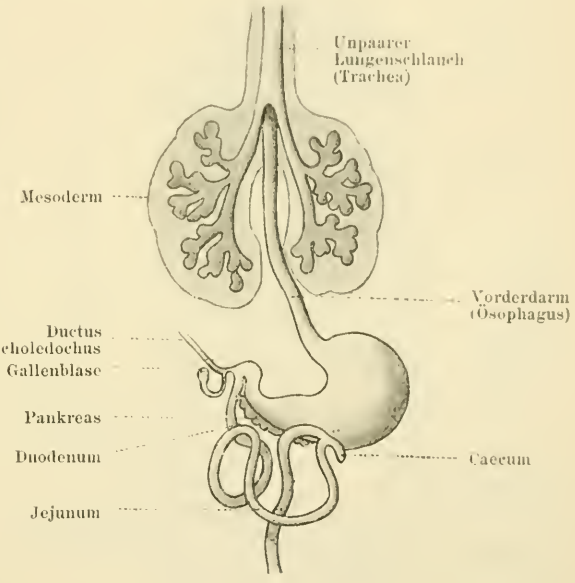


Fig. 217.
Atmungsorgane und Darmrohr. Menschlicher Embryo von von 13,8 mm Länge. 10 mal vergr. Nach His.

k) Luftwege und Lungen.

Atmungsorgane.

Die Atmungsorgane entstehen im ganzen Wirbeltierreich an dem Kopfdarm. Bei den niederen Wirbeltieren sind es die Kiemenbogen und ihre Derivate, welche die Atmungsorgane, die Kiemenblättchen entstehen lassen, bei den höheren Wirbeltieren werden zwar noch einzelne Kiemenbogen für die Herstellung der Luftwege (des Kehlkopfes) verwendet, aber für die eigentliche respiratorische Funktion bildet sich ein neues Organ aus, die Lunge.

Die erste Anlage erscheint vor Ablauf der vierten Woche als eine längliche Verdickung an der äussern, ventralen Fläche des Kopfdarms.

Innen findet sich, an derselben Stelle, eine kleine Rinne, in welche sich das Entoderm fortsetzt und zu einem rundlichen Säckchen, Lungensäckchen, erweitert. Diese erste Anlage liegt dicht hinter den Herzohren (Fig. 194). Mit dem weiteren Wachstum hebt sich das untere Ende von dem Darmrohr ab und sogleich bilden sich dann zwei seitliche Ausbuchtungen aus dem ursprünglich einfachen verdickten Ende: die Lungenschläuche. Sie gehen anfangs in horizontaler Richtung auseinander und beginnen ihr eigenes Wachstum, an dem sich sowohl Entoderm wie Mesoderm beteiligen. Aus jedem dieser blind endigenden Schläuche wächst bei den höheren Tieren wie bei dem Menschen eine Lunge nach dem Prinzip einer traubigen Drüse in den Recessus pulmonalis, die späteren Pleurahöhlen, hinein. Die Sprossen wuchern, treiben sekundäre Sprossen, wobei der Unterschied zwischen den rechten und linken Luftröhrenästen und somit die Verschiedenheit der Lappenbildung schon sehr früh bemerkbar wird. So hat der linke Lungenschlauch bei dem Menschen zwei, der rechte drei knospenartige Auftreibungen. Nunmehr sind bereits einige wichtige Abschnitte des Organes zu erkennen, denn jetzt besteht schon eine unpaare Röhre, die sich später in die Luftröhre (Trachea) umgestaltet; die Lungenschläuche werden zu den beiden Bronchien, die Teilungsstelle zur Bifurkation; wo der spaltförmige Eingang vom Darmrohr aus sich erhalten hat, der „Aditus laryngis", dort wird später auch der Kehlkopf hervortreten und die Ränder des embryonalen „Aditus" erscheinen in der Plicae aryepiglottica wieder.

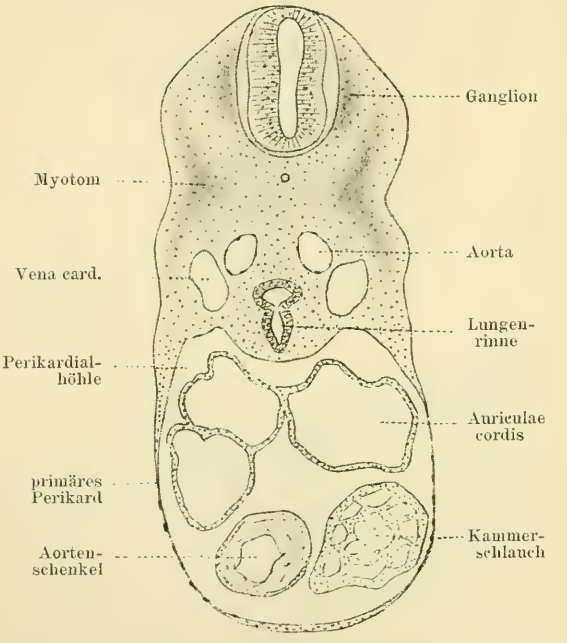


Fig. 218.
Kaninchenembryo. Die Lungenrinne an dem Kopfdarms. Querschnitt.

In den Figg. 178 u. 179 ist die Anlage der Lunge schon so weit gediehen, dass der Aditus laryngis unverkennbar, der Larynxraum schon etwas

erweitert ist; die spätere Trachea zieht vor der Speiseröhre herab, aber die eigentliche Lage der Lungen (Pulmones) umgreift die Speiseröhre von beiden Seiten her. Ein vorgerücktes Entwickelungsstadium (Fig. 217) lässt die Anlage von vorn erkennen, wobei namentlich das Mesoderm in seiner ganzen Ausdehnung hervortritt. Dieses Mesoderm besteht aus spindel- und sternförmigen Zellen und liefert zweifellos die bedeutungsvollen Bindesubstanzen der Lungen, wie das gewöhnliche Bindegewebe, die funktionell so wichtigen elastischen Fasern, und die Knorpel der Luftröhrenäste. Es stammt von dem visceralen Blatt des Mesoderms, das auch das Darmrohr umhüllt. Die oben geschilderten ersten Vorgänge zeigen sich auf Querschnitten in folgender Weise: Die Lungenrinne bildet eine ventrale Ausbuchtung des Darmrohres (Fig. 218). Auf den folgenden Schnitten ist die unpaare Röhre, aus der später die Trachea hervorgeht, ein vertikal vor dem Kopfdarm liegendes Rohr (Fig. 219). Weiter distal erscheinen die beiden aus der Teilung hervorgegangenen Lungenschläuche als zwei Epithelringe, umgeben von Mesoderm (Fig. 220). Das unpaare Rohr dorsal gehört dem Querschnitt des Kopfdarms an. Die beiden von Mesoderm umhüllten Schläuche springen halbmondförmig in die spaltförmigen Pleurahöhlen vor. Schon diese früheste Anlage ist durch das Urmesenterium dorsal an die Aorta geheftet, ventral durch das Mesocardium an das Herz (Fig. 220). Das Urmesenterium stellt an der dorsalen Befestigungslinie eine breite Doppelmembran dar, welche später sich in das Mittelfell umwandelt. Die mesodermalen Massen, welche die Lungenschläuche umkleiden, bedecken sich auf der Oberfläche mit Endothelzellen, wodurch die Pleura pulmonalis sich als eine von Anfang vorhandene Lamelle darstellt. Ebenso bedeckt sich die (laterale) Wand der Pleuraspalten mit Endothel, sodass damit auch das Rippenfell, die Pleura costalis, schon gegeben ist, natür-

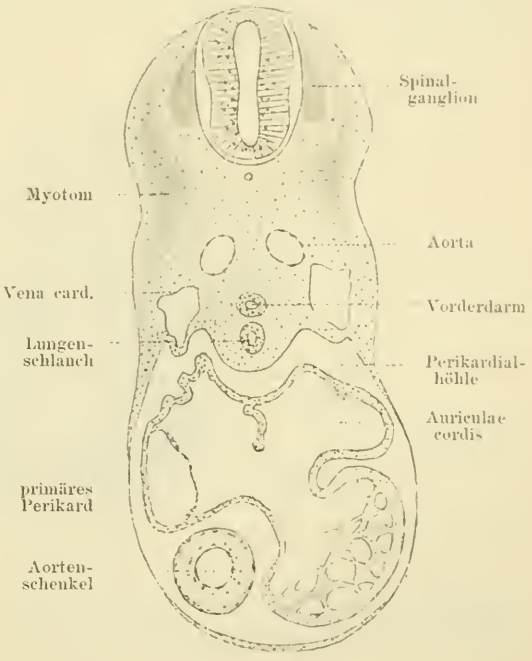


Fig. 219.

Kaninchenembryo. Unpaarer Lungenschlauch, später Trachea. Querschnitt mehr kaudalwärts als der vorige.

lich lange bevor Rippen, Costae, auftreten. Die Lungenschläuche und die sich anschliessenden Fortsetzungen sind schon sehr früh hohl. Der Ausbau entsteht dadurch, dass an den Alveolargängen, sowie an ihren endständigen blasenartigen Erweiterungen sich die Lungenalveolen bilden. Diese Umwandlungen beginnen im sechsten Monat.

Entwickelung des Kehlkopfes.

Der Weg zu den Lungen muss für die Luft offen gehalten werden. Zum Aufbau des Kehlkopfskelettes, dem diese funktionelle Rolle zukommt, werden Teile der Kiemenbogen verwendet. Zur Herstellung des Schildknorpels werden die dritten und vierten Kiemenbogenpaare (die sogenannten Branchialbogen) teilweise herangezogen. Sie verschmelzen ven-

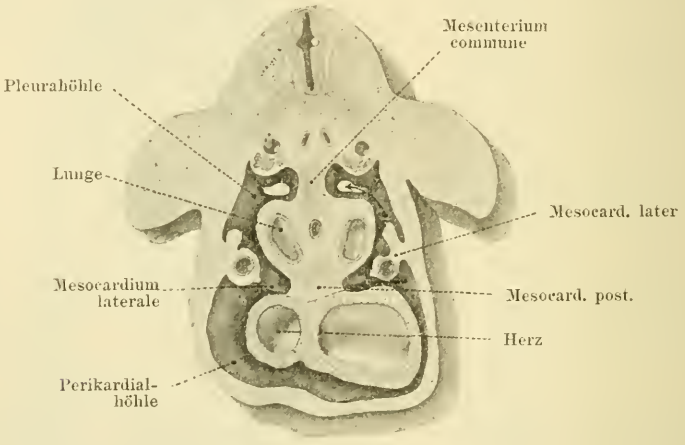


Fig. 220.

Menschlicher Embryo von 7,5 mm Nackenlänge, Alter 4 Wochen. Querschnitt in der Höhe der oberen Extremitäten. Kombinierte Figur. Ein Pfeil deutet auf den Verbindungsgang mit der Abdominalhöhle, der andere auf den Verbindungsgang zwischen Perikardialhöhle und Pleurahöhle.

tral und bilden so eine einheitliche Anlage. Der mediane Teil zeigt durch gelbliche Färbung und Änderung des mikroskopischen Baues die frühere Trennung. Die Kluft zwischen dem Zungenbein und dem Schildknorpel ist im embryonalen Zustand nicht vorhanden.

In dem Kehldeckel (Epiglottis) darf man nach den Erfahrungen der vergleichenden Anatomie den Rest eines fünften Bogenpaares erkennen, das sich proximal verschoben, allein auch distal neue Bildungen veranlasst hat, welche in den Stellknorpeln, im Ringknorpel und in den Knorpeln der Trachea hervortreten. Wie bei den niederen Wirbeltieren, so stehen auch noch bei den höheren einzelne Abschnitte der Kiemenbogen im Dienste der Atmung, freilich nach beträchtlichen Umgestaltungen zur Anpassung an neue Funktionen, die aber doch ver-

wandt sind mit den alten Aufgaben. Knorpelstruktur wird im Kehlkopf um die 8.—9. Woche erkennbar.

Das Problem von der Entstehung der Lungen in der Stammesreihe der Wirbeltiere, d. h. der Übergang der Wasseratmung zur Luftatmung, der Ersatz von Lungen durch die Kiemen ist von der vergleichenden Anatomie wie von der Embryologie ins Auge gefasst worden. Weit verbreitet ist die Überzeugung, dass die Schwimmblase der Fische bei dem Übergang zur Luftatmung für die Herstellung von Lungen verwendet wurde und Lunge und Schwimmblase deshalb homologe Gebilde sind. Die Schwimmblase ist ein mit Luft gefülltes Organ, ein Anhangsgebilde des Darmkanales und besitzt bei einigen Formen im Innern einen Reichtum von Wundernetzen. Nur die Abgangsstelle von dem Darmrohr liegt dorsal, also verschieden. Die erste Anlage der Schwimmblase zeigt ebenfalls manche Übereinstimmung mit derjenigen der Lunge. Zunächst macht sich eine leichte Ausbuchtung des Epithels bemerkbar, die sich dorsalwärts und nach hinten richtet. Entsprechend dieser Ausbuchtung ist die mesodermale Wand des Darmes verdickt und nach aussen vorgewulstet. Diese Verhältnisse stellen sich besonders klar heraus bei 48 Tage alten und 15 mm langen Lachsembryonen. Die Schwimmblase ist also wie die Lunge eine unpaare Ausstülpung der Darmwand. Lunge und Schwimmblasen.

Die Pneumatisierung des Vogelkörpers beginnt in einer verhältnismässig späten ontogenetischen Periode. Sie ist überdies keine ausschliessliche Eigentümlichkeit des Vogels. Einfachere Formen einer pulmonalen Pneumatisierung lassen sich bei vielen Reptilien (bei Chamaeleoniden, Hatteria) nachweisen. Pneumatisierung ist auch bei den Säugern bekannt. Sie entsteht an verschiedenen Stellen des Kopfdarms (Sinus frontales, ethmoidales, pterygoidei, maxillares u. dergl. m.)

Jede Lunge enthält schon bald nach ihrer Anlage einen Stammbronchus, dem die übrigen Bronchien seitenständig angefügt sind (Fig. 217). Er entspricht dem axialen Hauptrohr, das den Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen auszeichnet. An dem linken Stammbronchus treten zwei, an dem rechten drei Auftreibungen hervor. Diese fünf primären Lungenknospen sind der Ausgangspunkt aller Bronchialäste. Auf der rechten Seite entstehen daraus drei Lungenlappen, auf der linken Seite zwei. Der erste rechts oben liegt eparteriell. Hiermit ist schon bei menschlichen Embryonen von 14—15 mm die Architektur der Lunge in den wichtigsten Verhältnissen festgestellt.

Dubois, Anat. Anz. Bd. 1. 1886. — His, Arch. f. Anat. 1887. — Gegenbaur, Die Epiglottis. Leipzig 1892. 4°. Mit 2 Taf. und 15 Abbildungen im Text. — Leydig, Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857. — Corning, Morph. Jahrb. Bd. 14. — Fürbringer, Systematik der Vögel, a. a. O. 2. Teil.

l) Peritonaeum.

Mesenterium commune und Omentum.

Das Peritonäum, das Bauchfell, besteht aus zwei serösen Membranen, von denen die eine durch das parietale Blatt, die andere durch das viscerale Blatt des Mesoderm hergestellt wird. Dieser Prozess ist schon oben bei der ersten Erwähnung des Cölom geschildert worden (S. 133, Fig. 71). Hier handelt es sich nicht mehr um die histogenetische, sondern nur um die morphologische Betrachtung; es sollen jene Wandelungen dargelegt werden, welche das Peritonaeum viscerale

durch das Wachstum und durch die Verschiebungen der Eingeweide in die Bauchhöhle erfährt.

Das Peritonaeum viscerale hängt an der dorsalen Wand mit dem Peritonaeum parietale zusammen. Durch die Verbindung mit dem Darmrohr entsteht schon bei der Anlage des Darmsystems eine doppelte Membran, welche dasselbe in der Nähe der Chorda und Aorta festheftet: das Mesenterium commune. Das ist der Fall bei den Embryonen aller Wirbeltiere. Von diesem einfachen und der Körperachse entlang verlaufenden Urgekröse stammen alle andern Gekröse und Netze (Mesenteria und Omenta) ab. Von den Verschiebungen des Darmrohres, von dem Längenwachstum und der Entstehung der grossen Organe (Leber, Pankreas, Milz) leiten sich alle die Veränderungen her, welchen man im Oberbauch begegnet. Dabei ist ferner zu berücksichtigen, dass später viele Stücke des Darmrohres, die vorher frei und beweglich in der Bauchhöhle lagen, durch sekundäre Verwachsung mit den andern Abschnitten des Darmrohres oder mit der parietalen Bauchwand verbunden werden. So entstehen bei den Erwachsenen neue Beziehungen, für die in der embryonalen Anlage jede Analogie fehlt. Das Mesenterium commune, das Urdarmgekröse, zeigt auf seinem Verlauf durch den embryonalen Körper mehrere Abschnitte. Im Oberrumpf und Kopf befindet sich das Mesocardium, das Herzgekröse: von ihm soll bei dem Herzen die Rede sein. Dann folgt das Mesogastrium oder Magengekröse; das Gekröse des Mitteldarmes oder das Mesenterium der Nabelschleife und endlich das Gekröse des Enddarms.

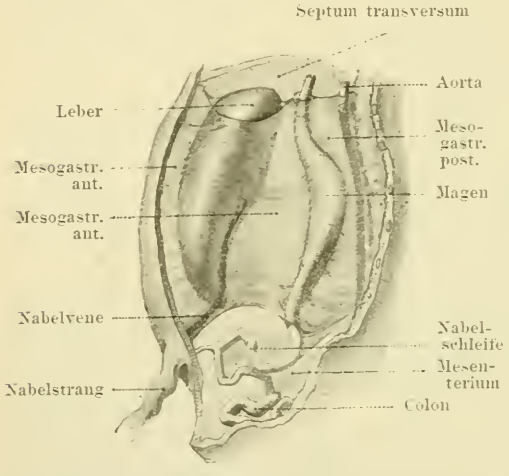


Fig. 221.

Der obere Abschnitt des Urgekröses: das Mesogastrium bei einem menschlichen Embryo der 6. Woche. Halbschematisch.

Das Magengekröse, Mesogastrium, erreicht die vordere Bauchwand und breitet sich in der Sagittallinie fächerförmig aus, vom Septum transversum bis zum Nabel. Indem es den Raum des Oberbauches durchzieht, trennt es denselben in zwei bilateral symmetrische Abteilungen, in eine rechte und eine linke. In der Fig. 221 ist dieser Verlauf von der linken Seite her zu sehen. Man unterscheidet in diesem Magengekröse den dorsal vom Magen befindlichen Abschnitt als hinteres

Mesogastrium, den ventral vom Magen befindlichen als vorderes Mesogastrium. In diesem entwickelt sich die embryonale Leber. Der dazwischen befindliche Teil wird später Ligamentum hepato-gastricum genannt (Fig. 221), es ist bei dem Erwachsenen, wenn auch in anderer Richtung gelagert, noch vorhanden. Das vordere Mesogastrium zwischen Leber und Bauchwand heisst später Ligamentum falciforme. Am weitesten hat sich von seinem ursprünglichen Verhalten das hintere Magengekröse entfernt. Es wird durch die Drehung des Magens nicht bloss verschoben, sondern wächst überdies so auffallend, dass es später als grosses Netz (Omentum majus) wie eine Schürze über den gesamten Dünndarm herabhängt. Das Verhalten des hinteren und vorderen Magengekröses ist auf einem Querschnitt in der Höhe des Fundus ventriculi, wie in Fig. 222, kurz und knapp in seinem Verlauf. Wo in Fig. 221 der Deutlichkeit halber ansehnliche Strecken zwischen den Organen freibleiben, sind in der Fig. 222 nur kurze Strecken angegeben, welche den verschiedenen Abteilungen des Magengekröses entsprechen, und diese sind, wieder durch die starke Ausdehnung der Organe, zu überraschenden Umwegen gezwungen. Das hintere Magengekröse umgreift den Magen, bildet dann zwischen ihm und der Leber das Ligamentum hepato-gastricum, das in verschiedenen Höhen des Querschnittes verschieden lang ist, dann weicht es auseinander, um den Überzug der Leber, die Serosa hepatis, zu bilden, und befestigt sich endlich an der vorderen Bauchwand als Ligamentum falciforme hepatis (Fig. 222), von wo es auf beiden Seiten auf das Peritonaeum parietale übergeht.

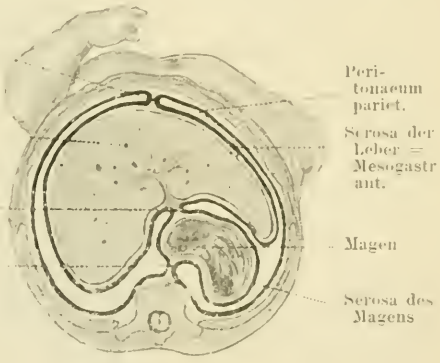


Fig. 222.

Serosa des Magens und der Leber. Parietales und viscerales Peritonaeum. Menschlicher Embryo, 3 cm Scheitellänge. Querschnitt.

Das ganze Magengekröse ist in der frühesten Periode sagittal gestellt (Fig. 221). Im zweiten Monat verlängert sich der dorsale Abschnitt und verschiebt sich nach links (lateral). Durch die Verlängerung wird er zu einer Falte zwischen der grossen Kurvatur des Magens und der Anheftung an der Wirbelsäule (Fig. 223). Das ist der Beginn der Bildung des Omentum majus des Netzes und der Bursa epiploica des Netzbeutels. Das Netz steht jetzt noch in keiner Verbindung mit dem Colon transversum und seinem Gekröse. Allmählich vergrössert

Omentum.

sich das Netz, rückt gegen das Colon transversum herab (Fig. 223, von vorn gesehen), wo es überdies so dargestellt ist, wie es nach dem Aufblasen erscheint und als Netzbeutel bezeichnet wird (bei dem 8—9 cm langen Fötus [Scheitelsteisslänge] lässt sich diese Prozedur leicht vornehmen und giebt eine lehrreiche Übersicht). Der Netzbeutel besteht schon jetzt aus einem absteigenden Schenkel (oberes Blatt), er sieht dem Beschauer in Fig. 223 entgegen, und einem aufsteigenden Schenkel (unteres Blatt), der von Anfang an an der hinteren Bauchwand befestigt ist. All-

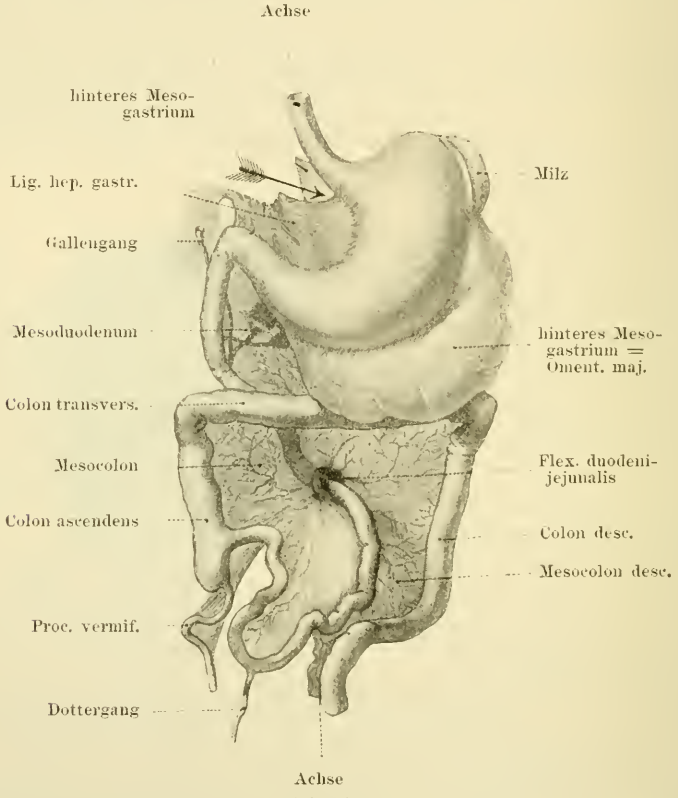


Fig. 223.

Entwickelung des Gekröses bei dem menschlichen Embryo. Halbschematisch. Der Pfeil deutet den Netzbeutel an.

mählich wird das Netz grösser, sinkt herab (Fig. 223) und sein unteres Blatt (aufsteigender Schenkel) verwächst mit dem Mesocolon transversum, wie dies die systematische Anatomie beschreibt. Noch im vierten Fötalmonat ist die Verbindung so locker, dass das grosse Netz leicht von dem Colon transversum und seinem Gekröse getrennt werden kann. Dann aber wird es, besonders auf der linken Seite, mit dem Zwerchfell verbunden, sodass bei dem Erwachsenen der frühere Ausgangspunkt nicht direkt erkennbar ist. Endlich trägt die Entwickelung der Milz

und des Pankreas, welche sich in das hintere Mesogastrium hineindrängen, nicht wenig dazu bei, das ursprünglich einfache Verhalten zu verdunkeln. Die Fig. 224 zeigt das primitive Verhalten zu einer Zeit, in der die Verbindung mit dem Colon transversum und seinem Gekröse noch fehlt. Der Medianschnitt durch das Abdomen (Fig. 224) enthält überdies noch die Leber, damit die gesamte Veränderung des Magengekröses erkennbar sei. Nahe bei dem Pankreas ist der Ausgangspunkt des hinteren Magengekröses, das zunächst die Bauchspeicheldrüse einschliesst, dann das Duodenum und von da sich in der oben beschriebenen Falte erst nach abwärts wendet, dann zu dem Magen hinaufsteigt. Diese Falte stellt das Netz auf einem jugendlichen Zustand dar. Nachdem nun das hintere Magengekröse den Magen erreicht hat, beginnt der vordere Abschnitt desselben: das vordere Magengekröse, das den Magen mit einer Serosa umkleidet und dann zur Leber in das Bereich der Porta hepatis zieht. Dort weichen die beiden Blätter, wie an dem Pankreas, dem Duodenum und dem Magen auseinander (Fig. 221), überziehen die Leber, vereinigen sich dann vor ihr und gehen zur vordern Bauchwand, um nach der Herstellung des Ligamentum falciforme hepatis in das Peritonaeum parietale überzugehen. Das vordere Magengekröse, das Magen und Leber einhüllt (Figg. 221 u. 222), reicht nur bis an das untere Ende des noch kleinen Duodenum herab (Fig. 221). Es hört dort mit verdicktem Rande auf, denn dort umschliesst es die vom Nabel herkommende Nabelvene, die zu der Leberpforte zieht (Figg. 221 u. 224), wobei die Vene an der untern Leberfläche in die Incisura umbilicalis eingesenkt ist. An der Eintrittstelle der Vene in die oben genannte Furche setzt sich der verdickte Rand des vorderen Magengekröses als Ligamentum hepato-duodenale auf das obere Querstück des Duodenum fort. In diesem Band, das die systematische Anatomie besonders beachtet, verläuft später der Gallengang, die Arteria coeliaca, die mit ihr ziehenden Nervenzweige des Vagus und Sympathicus und die Vena portae. Dieses Band stellt gleichzeitig die vordere Umgrenzung des Foramen epiploicum (Winslow) dar. Es wird bei dem Erwachsenen auch Ligamentum hepato-gastro-duodenale genannt, weil es sich von dem Duodenum aus auf den Magen fortsetzt und also mit dem Ligamentum hepato-gastricum (= Omentum minus) dort zusammenhängt.

Im Bereich des Magengekröses und den von ihm umschlossenen Eingeweiden entsteht die Bursa epiploica (Winslow), wodurch die rechte Hälfte des Cölom hinter den Magen verlegt wird. Der Ausgangspunkt des Magengekröses ist bis zur sechsten Woche noch in der Mittellinie der hinteren Bauchwand, es muss sich aber dann im weiteren Verlauf nach links wenden, weil das nämliche auch die grosse Kurvatur des Magens thut. Dadurch und durch ein rasches Wachstum dieses Magengekröses entsteht hinter dem Magen eine Ausbuchtung von halb- Bursa epiploica.

mondförmiger Gestalt, ein Beutel, dessen Eingang jetzt rechts von der kleinen Kurvatur, hinter dem Ligamentum hepato-duodenale liegt, dessen vordere Wand der Magen selbst, dessen hintere Wand das nach links ausbiegende dorsale Magengekröse darstellt. Der Eingang in diesen Beutel ist das spätere Foramen epiploicum (Winslow). Wenn man erwägt, dass das Lig. hepato-gastrium (Fig. 223) einem Teil des ventralen Magengekröses angehört, so wird klar, dass sich der Netzbeutel auch hinter diesem Teil des Gekröses bis zur unteren Leberfläche erstrecken muss.

Drehung des Magens.

Für die weiteren Veränderungen des Magengekröses und des Netzbeutels werden die Stellungsänderungen des Magens von grosser

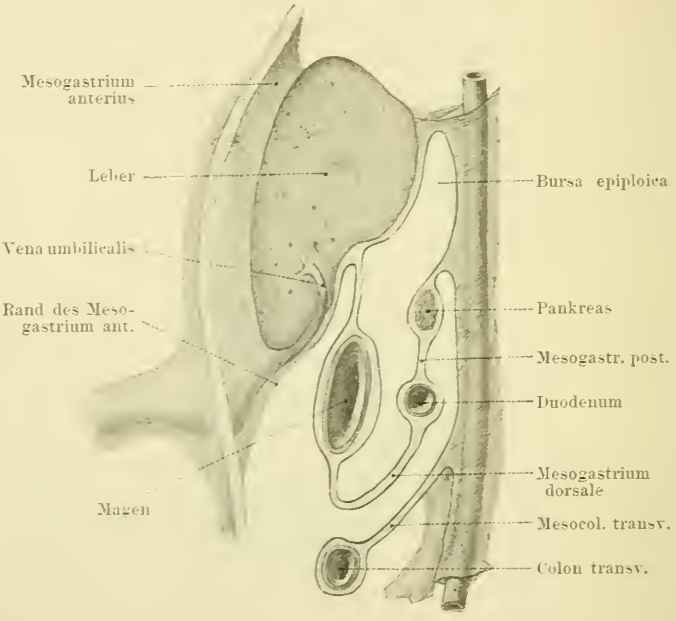


Fig. 224.
Bursa epiploica. Mesogastrium posterius und anterius. Menschlicher Embryo von 8 Wochen. Schematisch.

Bedeutung. Er geht bekanntlich aus seiner vertikalen Stellung in eine schräge über. Der Pylorus, der vorher kaudal gerichtet war (Fig. 221), gelangt nach rechts und oben, der ganze Magen erhält eine Querlage. Früher sah auch der verdickte freie Rand des Magengekröses kaudal wie der Pylorus und das Duodenum (Fig. 221) und ebenso der Eingang in die rechte Hälfte des Oberbauchcölom. Mit der Drehung des Magens rückt der Rand und damit auch die Öffnung des Foramen epiploicum nach rechts und oben, wie in der Fig. 223. Während dieser Veränderungen vollzieht sich am Magen aber auch eine Rotation um die Längsachse, der Fundus bildet sich aus, die früher linke Seite wird zur vor-

deren, die rechte zur hinteren, die grosse Kurvatur kommt dadurch nach unten zu liegen und das hintere Magengekröse, das ja in seinem ersten Auftreten mit der grossen Kurvatur verbunden war, muss dieser Platzänderung der grossen Kurvatur ebenfalls folgen. Es wandert mit ihr nach unten und weitet sich durch Wachstum beträchtlich aus. Anfangs überragt es kaum die grosse Kurvatur, indem es aber an Länge zunimmt, gestaltet es sich zu einer vierblätterigen Schürze, welche wie ein schlaffer Sack über das unterdessen bereits an seinen Platz gerückte Colon transversum herabgleitet (Fig. 223). Später, wenn das Wachstum beim sechsmonatlichen Fötus vollendet ist, hängt der schlaffe Sack als grosses Netz über das Jejuno-Ileum herab. Ist dieser Zustand erreicht, so erstreckt sich auch der Netzbeutel ebensoweit herab wie das Netz selbst. In der folgenden Darstellung muss die obere Wand des Netzbeutels, welche nach der Eröffnung des Unterleibes zuerst in die Augen fällt (Fig. 223), als ventrale Doppellamelle des Netzbeutels (Fig. 224), die untere Wand aber, welche das Colon transversum berührt und bis zur Aorta in die Höhe steigt und von wo sie ja ausging, als dorsale Doppellamelle (Fig. 223) des Netzbeutels bezeichnet werden. Das Epitheton significans „doppelt" muss verwendet werden, weil jede Peritoneallamelle aus zwei Blättern besteht, so dass der bei dem Fötus collabierte oder bei dem reifen Individuum verwachsene Netzbeutel also aus vier Lamellen gebaut ist (Fig. 224).

Die dorsale Doppellamelle des Netzbeutels legt sich in ausgedehntem Umfang der dorsalen Leibeswand an, verwächst mit ihr und giebt dadurch Veranlassung zur Bildung des Ligamentum phrenico-lienale, wobei zu beachten ist, dass dort das Peritonaeum parietale mit der dorsalen Doppellamelle des Netzes aneinanderwächst. Im weiteren Verlauf verwächst die dorsale Doppellamelle überdies mit der oberen Lamelle des Mesocolon transversum und dem oberen Umfang des Colon transversum im vierten Monat des Fötallebens.

Um diesen Verlauf des dorsalen Teiles des Magengekröses, seine Entwickelung zum grossen Netz und den Verlauf der ventralen und dorsalen Doppellamelle klarzulegen, sind Durchschnittsbilder unerlässlich. In der Fig. 224 ist das hintere Magengekröse in seinem Verlauf zur grossen Kurvatur dargestellt, die Lage desselben zu dem Mesocolon transversum mit dem Querschnitt des Colon transversum. Endlich ist der Netzbeutel zu sehen, der sich zwischen Magen, Leber, Omentum minus und Pankreas und Duodenum befindet.

Die Art, wie die dorsale Doppellamelle des Netzbeutels sich mit dem Mesocolon transversum und dem Colon transversum verbindet und verwächst, wie sie sich verlängert, schürzenförmig herabhängt, sich einschlägt und wie die ventrale Doppellamelle des Netzbeutels zum Magen in die Höhe steigt, ist durch die Fig. 224 erkennbar gemacht. — Bei dem Erwachsenen scheint das Netz sich auch hinten an das Colon transversum zu inserieren. Allein

dieser Schein trügt. Die dorsale Lamelle des Netzbeutels geht nur über die obere Fläche des Colon transversum und sofort in die hintere obere Parietalwand über. Die ventrale Lamelle des Netzbeutels, welche mit der vorderen Fläche des Magens zusammenhängt, scheint dann auf die untere Seite des Colon transversum und die untere Platte des Mesocolon transversum überzugehen, obwohl sie mit der oberen verwachsen ist, allein auch das ist nur scheinbar. Die Zustände sind nur mit Hülfe der Embryologie und der vergleichenden Anatomie der Mesenterien zu deuten. Die ausführliche Beschreibung des Mesogastrium, das die Wände des Netzbeutels herstellt, enthält schon die Erklärung von der Anordnung des Hohlraumes der Bursa epiploica. Das Mesogastrium trennt ursprünglich das Cölom vom Nabel angefangen zu dem primären Zwerchfell hinauf in zwei symmetrische Hälften, also in ein gleich grosses rechtes und linkes Oberbauchcölom. Durch die Drehung des Magens und den Verlauf des hinteren Magengekröses werden aber schon bei dem siebenwöchentlichen Embryo diese beiden Hälften ungleich. Die rechts vom Magen befindliche Hälfte wird hinter denselben verlegt (Fig. 222) und zu einem blinden Beutel mit rechter Öffnung verwandelt [1]). Der Eingang zu diesem Beutel ist noch sehr gross bei dem Fötus und wird mit der Entwickelung immer enger, bis zuletzt das Foramen omentale (Winslow) zwischen dem Lig. hepato-duodenale und der dorsalen Wand (Peritoneum parietale) oft etwas mühsam gefunden wird. Durch die Öffnung gelangt man zunächst in einen kleinen „Vorraum", der schon bei den Embryonen vorhanden ist.

Bursa epiploica.

Was bei dem Fötus des Menschen vorübergehend ist, erscheint bei vielen Wirbeltieren als bleibende Einrichtung, wie dies Meckel und Joh. Müller ausführen. Das Omentum majus sinkt bei vielen nur beutelförmig herab, ohne mit dem Colon transversum zu verwachsen. Bei dem Salamander und dem Forsch heftet das Mesogastrium den Magen straff an die hintere Bauchwand. Das Magengekröse teilt ebenfalls mit der von der Leber zum Magen gehenden Falte den oberen Teil der Bauchhöhle dorsal in eine rechte und linke Hälfte. So ist es ganz im Anfang auch bei dem Fötus der höheren Tiere und des Menschen. Was bei dem Fötus des Menschen als Foramen epiploicum erscheint, ist bei den niederen Tieren ein weiter, offener Zugang. Die niederen Tiere haben kein beutelförmiges Mesogastrium, weil der Magen senkrecht stehen bleibt, keinen Unterschied der Kurvaturen zeigt und die Pars pylorica sich nicht aufrichtet (Joh. Müller). Der freie Verlauf grosser Darmstrecken durch die Bauchhöhle bei Fischen beruht auf Resorptionsvorgängen an dem Urdarmgekröse in späterer Zeit. Die Verbindung besteht dann nur noch in Gefässen; solche Resorptionen finden oft bei Säugetieren im Bereich der Omenta statt.

Freies Gekröse.

Das Duodenum hat bei dem menschlichen Embryo noch ein freies Gekröse (Figg. 223 u. 224), das einst dem Mesogastrium (Magengekröse) angehörte; es tritt an die konkave Seite des Duodenum heran. Es ist, wie der Zwölffingerdarm selbst, rechts gewendet und besitzt zwischen seinen beiden Lamellen das Pankreas. Auf dem schematischen Durchschnitt sind einige dieser Einzelheiten erkennbar. Pankreas und Duodenum liegen noch intra Peritonaeum (Fig. 224). Später, in der achten

[1]) Meckel, J. Fr., Arch. f. Phys. Bd. 3. 1817. Müller, Joh., ebenda. 1830. Lockwood, Journ of Anat. Bd. 18. 1884. Toldt, C., Denkschriften. Wien. Akad. Bd. 41. 1878; und Lehrb. d. Anat. d. Menschen. 5. Aufl. 1893. Über die vergleichende Anatomie der Mesenterialbildungen siehe: Klaatsch, Morph. Jahrb. Bd. 18. 1892.

Woche, wenn die beiden Organe an die dorsale Rumpfwand festgelegt werden sollen, verbinden sich zwei seröse Membranen miteinander, nämlich das Peritonaeum viscerale des Duodenum und Pankreas mit dem Peritonaeum parietale der Leibeswand. Ist dies geschehen, dann erscheint das Pankreas in die Tiefe der Bursa epiploica gelagert und das Duodenum beschreibt den bekannten Bogen, ist im übrigen unbeweglich und liegt in der definitiven Bauchhöhle, im Sinne der systematischen Anatomie extra Peritonaeum.

Um das Ende des vierten Monats ist die Verwachsung vollendet. Verwachsung.

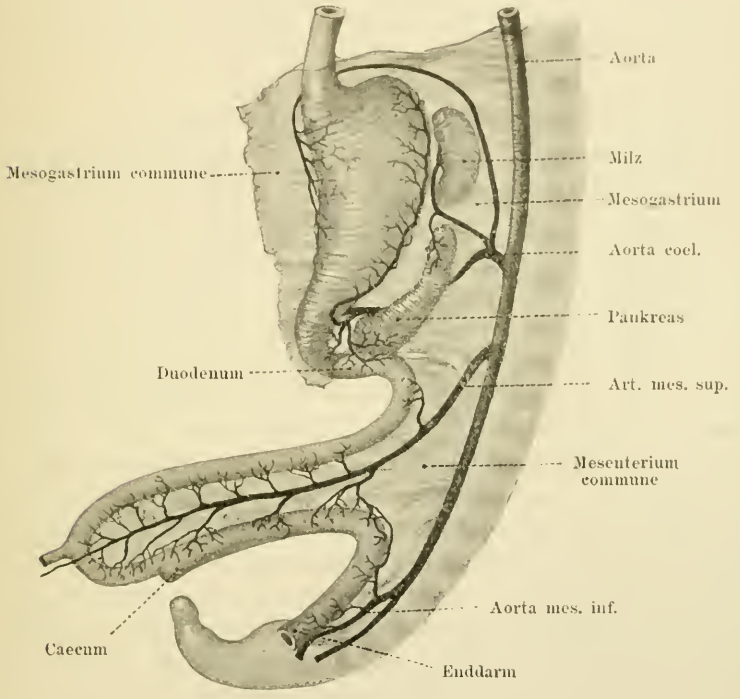


Fig. 225.

Nabelschleife und ihre Befestigung an dem Mesenterium commune. Menschlicher Embryo von 6 Wochen. Nach Toldt.

Sie beginnt an der Flexura duodeno-jejunalis und steigt allmählich gegen den Pylorus in die Höhe. Die Milz legt sich in dem hinteren Mesogastrium an und zwar dort, wo es an die grosse Kurvatur des Magens herantritt, in dem späteren Gebiet des Fundus ventriculi (Fig. 225). Sie entsteht zwischen den beiden Lamellen des Magengekröses und hat, wie der Magen selbst, ein freies Gekröse. In der zweiten Hälfte der Fötalperiode wächst sie an das mit dem Peritonaeum parietale bedeckte Zwerchfell fest, so wie dies bei dem Erwachsenen getroffen wird. An den Verwachsungsstellen entsteht später unter dem Einfluss weiterer

Entwickelung ein festerer Zug von Bindegewebe in der Serosa, welchen die systematische Anatomie als Band, als Ligamentum phrenico-lienale, beschreibt. Die Verbindung der Milz mit dem Magen (Fig. 225) heisst dann Ligamentum gastro-lienale; eine Verbindung mit dem Colon, die sich durch Verwachsung des Mesogastrium mit dem Colon transversum in der Gegend der Flexura coli sinistra ergiebt, heisst Ligamentum colico-lienale.

Das Mesenterium commune im Bereich des Mitteldarms. Dieser Abschnitt des embryonalen Gekröses hat keine Verbindung mit der vorderen Bauchwand. Es endigt am Darmrohr, das in Form der Serosa umhüllt wird (Figg. 221 und 225); deshalb sind alle Partien des Mitteldarms im Embryo und manche auch noch im Erwachsenen mit einem sogenannten freien Gekröse versehen.

Mesenterium.

Der Mitteldarm des sechswöchentlichen Embryo, die Nabelschleife, besitzt anfangs ein zartes Mesenterium, aber doch aus zwei Blättern bestehend, welche die einander zugekehrten Ränder der Schleife miteinander verbinden. Aus dieser Schleife (Fig. 225) geht bekanntlich der ganze Dünndarm, das Colon adscendens und transversum hervor. Mit diesen Abteilungen wächst Schritt für Schritt das Gekröse. Die Fig. 223 versinnlicht diese Entwickelung des Gekröses, das nach den einzelnen Darmstücken Mesenterium, Mesocolon adscendens und transversum genannt wird. Das Urgekröse des Mitteldarms wurzelt bei dem Embryo der sechsten Woche in der Gegend der embryonalen Flexura duodeno-jejunalis an der dorsalen Rumpfwand. Es enthält den Stamm der Arteria mesenterica superior, welche der ganzen Länge der Nabelschleife entlang verläuft und an beide Schenkel der Schleife Zweige abgiebt. So erklärt sich, dass die Arteria mesenterica superior bei dem Erwachsenen das Jejunum, Ileum, Colon adscendens und transversum versorgt, weil eben alle diese Teile aus der Darmschleife hervorgehen (Fig. 225).

Freies Colon adscendens.

Dieses ganze oben geschilderte Mesenterium des Mitteldarmes besitzt vorerst durchaus freie Flächen und bleibt im Bereich des Dünndarms bei dem Erwachsenen bekanntlich ein freies Gekröse. Das Gekröse des Colon adscendens, das Mesocolon adscendens, verwächst jedoch gegen den vierten Fötalmonat mit der dorsalen Leibeswand, welche bekanntlich von einem Peritonaeum parietale bedeckt ist. Diese Verwachsung ist eine so vollkommene, dass die deskriptive Anatomie das Recht hat, diesen embryonalen Verwachsungs-Prozess bei ihren Darstellungen zu ignorieren, denn die eine mit der Rumpfwand verwachsene Lamelle ist nicht zu erkennen und die andere hat vollständig die Rolle des Peritonaeum parietale übernommen. In welcher Weise das Mesocolon transversum mit der dorsalen Lamelle des Netzbeutels verwächst, wurde schon oben ausführlich geschildert. Der Verlauf der Gefässe in dem Mesocolon adscendens und in dem Mesocolon transversum wird

durch die sekundären Verwachsungen nicht geändert. Der Ursprung des Mesocolon transversum erhält durch die Fixierung der Flexura coli dextra und sinistra, hoch oben in der Leibeshöhle, bekanntlich einen queren Verlauf und durch das Breiterwerden des Rumpfes wird im Vergleich zu dem kleinen Ausgangspunkt der frühesten embryonalen Periode die Insertion des Mesocolon transversum *proximal* von der Flexura duodenojejunalis (Fig. 223) festgehalten. Schlägt man das Colon transversum in die Höhe, so erscheint es wie ein Diaphragma epiploicum, das den oberen Bauchraum von dem unteren trennt. Vom fünften Fötalmonat an ist die Insertion des Mesocolon transversum hinauf-, das Duodenum dagegen herabgerückt und so kreuzt dann das Mesocolon transversum das Duodenum und verwächst mit ihm. Dasselbe geschieht links, dort wo Omentum majus, Mesocolon transversum und Diaphragma zusammentreffen und das Ligamentum phrenico-colicum entsteht. An dem Übergang des Mesocolon adscendens in das Mesocolon transversum kommt es zu einer Verwachsung mit dem Duodenum und dem Duodenalgekröse; an dieser Stelle liegen dann bei dem Erwachsenen nicht weniger als vier seröse Blätter aufeinander. Nachdem das Duodenum später auf solche Weise zum grössten Teil dorsal von dem Mesocolon transversum liegt (eine Strecke dicht am Pylorus bleibt frei), bezeichnet die systematische Anatomie des Menschen mit Recht das Duodenum als *extra* Peritonaeum. Das gilt aber nicht für die Tiere.

Freies Colon descendens.

Das Gekröse des Enddarms, das an der Flexura coli sinistra beginnt, liegt anfangs an dem Rumpfende (Fig. 225) und steigt mit dem Aufwärtsrücken des Colon transversum in der hinteren Medianlinie in die Höhe. Wie das Darmstück selbst, so wird auch sein Gekröse durch die wachsende Dünndarmmasse an die hintere Rumpfwand angedrückt. Auch dieses Gekröse, das später als Mesocolon descendens in der systematischen Anatomie bekannt ist, stellt bei seiner Entstehung ein *freies* Gekröse mit zwei Lamellen dar, zwischen denen die Arteria mesenterica inferior verläuft samt der dazugehörigen Vena mesenterica parva. Auch dieses freie Gekröse wird schliesslich durch Verwachsung an die hintere Rumpfwand befestigt (fünfter Fötalmonat), von der Flexura coli sinistra bis zum Beginn des Colon sigmoideum. Im Bereich des letzteren bleibt es als freies Gekröse bestehen.

Das Anwachsen der Gekröse an die hintere Rumpfwand geschieht nicht an allen Punkten gleichzeitig. In der Regel schreitet die Verwachsung vom Centrum nach der Peripherie fort. Dieser Prozess ist an dem Gekröse des Enddarmes, im Bereiche des Colon descendens, im vierten Monat bis nahe an den Darm fortgeschritten, aber das Colon descendens selbst ist doch noch frei beweglich. Wachstumsverschiedenheiten zwischen der Länge der Rumpfwand und der Länge des Gekröses, die noch wenig gekannt sind, spielen dabei eine hervorragende Rolle, namentlich bei der Entstehung der Recessus. Diese stellen kleine Buchten dar, welche an bestimmten Stellen bisweilen in grösserer

Recessus.

Zahl vorkommen, wie z. B. an der Flexura duodeno-jejunalis, am Caecum, am Colon sigmoideum. Sie können so umfangreich werden, dass einzelne Dünndarmschlingen in sie hineindringen. Dann spricht man von einer Hernia retroperitonealis.

Resorption. Im Bereich des Omentum minus und majus kann es zu umschriebener Resorption der Gekröslamellen kommen, wodurch oft kleinere oder grössere Löcher entstehen. Mitunter verbreiten sich diese Resorptionen über weite Strecken. Dann erscheint das kleine Netz zierlich durchbrochen. Bei Säugern ist diese Erscheinung weit verbreitet. Das Foramen epiploicum ist keine Resorptionsöffnung. — Der embryonale Zustand des Mesenterium der Nabelschleife kann sich erhalten. Dann enthält es: Jejunum, Ileum, Caecum und Colon adscendens. Das Caecum liegt dann in der linken Fossa iliaca[1]).

Muskeln. In dem Mesenterium commune treten Züge glatter Muskelfasern auf. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien sind sie beobachtet. Der Musculus suspensorius duodeni, der von dem Ursprung der Arteria coeliaca und Arteria mesenterica superior zu dem Ende des Duodenum herabsteigt, gehört in diese Reihe der „Mesenterialmuskulatur"; Züge von ihm können bis in die Radix mesenterii gelangen (Gegenbaur): es sind Züge des visceralen Mesoderm, die sich in glatte Muskulatur umwandeln. Solche Umwandlung kommt ferner vor an dem Endstück des Urdarmgekröses, das die systematische Anatomie Mesorectum nennt als Musculus recto-coccygeus (Treitz); beim Weibe kommen Musculi recto-uterini vor. Bei niederen Wirbeltieren ist das Darmrohr durch ein einfaches Mesenterium dorsale befestigt; die Säuger- und die Menschenembryonen wiederholen dieselbe Anordnung. Von diesem Urgekröse werden durch Umformung und Verschiebung alle Omenta, Mesenterien und Peritonaealsäcke gebildet. Eine Bursa epiploica ist vorhanden bei Reptilien, Vögeln und Säugern.

m) Cölom[2]).

Coelom heisst jener Raum in dem embryonalen Rumpf, der für die Aufnahme der Eingeweide bestimmt ist. Schon mit der Sonderung des Mesoderm in ein parietales und viscerales Blatt tritt das Cölom zunächst als eine lateral in der Keimhaut befindliche Spalte auf als „Cölomspalte". Sie breitet sich in der Parietalzone aus: die Stammzone bleibt von ihr unberührt. Aus dem Aufbau der Keimhaut folgt, dass die Cölomspalte bilateral symmetrisch ist, ebenso einzelne Derivate, wie die Pleurahöhlen und die Abdominalhöhle, letztere in dem oberen Abschnitt. Mit der Herstellung des cylindrischen Körpers durch den Schluss des Darmrohres und der Leibeswand rücken sich die Spalten in der vorderen Mittellinie nahe. Bei dem 3 mm langen menschlichen Embryo hat sich dabei schon die Perikardialhöhle[3]), d. h. derjenige Teil des Cölom, der den

[1]) Walsham, W. J., St. Barthol. Hosp. Rep. London. Bd. 16. — [2]) *τὸ κοῖλον*, cavum, die Höhlung. — [3]) Synonyma: Kopfcölom, Halscölom oder Kopfhöhle, Halshöhle; Herzbeutel-Brusthöhle, deshalb, weil der hintere Abschnitt, der dem Rumpfcölom mitangehört, später zur Herstellung der Pleurahöhlen verwendet wird. Die Perikardialhöhle ist bei Vögeln und Reptilien schon an der flach ausgebreiteten Keimhaut erkennbar.

Herzschlauch umschliesst (Fig. 226), beutelförmig an die ventrale Körperfläche gelegt. Dennoch hängt die Höhle durch eine weite Kommunikation mit dem langgestreckten Raum zusammen, der von dem ersten Kiemenbogen bis zum Beckenende reicht (Fig. 227).

Die primitive Herzbeutelhöhle (Perikardialhöhle) besteht aus einem ventral stark gebauchten Raume; das parietale Blatt des Mesoderm bildet seine Wände: eine obere, welche von dem Aortenbulbus durchbrochen wird, eine vordere, welche freiliegt, ohne ektodermalen Überzug, eine untere, welche bei dem Embryo von 2,4 mm (Fig. 227) auf dem Wurzelstück des Dottergangs aufruht, bei einem 3 mm langen menschlichen Embryo jedoch schon an dem Aufbau des primitiven Diaphragma beteiligt ist (Fig. 228); endlich eine hintere, welche median am Kopfdarm befestigt ist durch eine senkrecht stehende Lamelle, das Mesocardium posterius (Fig. 228)[1]). Zu beiden Seiten dieses hinteren Herzgekröses hängt die primitive Herzbeutelhöhle mit dem übrigen Cölom zusammen, denn dieses zieht noch in einfacher Weise zu beiden Seiten des Darmrohres ununterbrochen bis zum Kaudalende des Embryo (Fig. 227). Aus dem eben geschilderten, noch einfachen Cölom grenzen sich bald drei verschiedene Abteilungen ab.

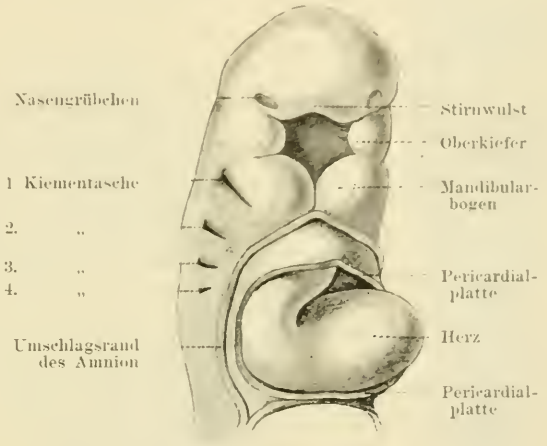


Fig. 226.

Vorderrumpf eines menschlichen Embryo. Länge 4,2 mm, etwa 21 Tage alt. 30 mal vergr. Das Gesicht mit der Mundbucht nach vorn. Der Herzschlauch ist freigelegt. Rekonstruktion. Nach His.

1. Die primitive Perikardialhöhle, welche derjenigen des Erwachsenen gleicht.

2. Paarige Pleurahöhlen, die Recessus pulmonales des Embryo.

3. Eine Abdominalhöhle, Cavum abdominis. Peritonealhöhle.

In der primitiven Perikardialhöhle (Figg. 226 u. 228) entstehen unter dem Einfluss der Ductus Cuvieri die seitlichen Herzgekröse. Jedes Mesocardium laterale steht einerseits mit der Rumpfwand, anderseits mit dem Venenschenkel des Herzens in Verbindung, geht vom Septum transversum aus (Fig. 228), steigt allmählich

Herzgekröse.

[1]) Herzplatte.

mit den Herzohren in die Höhe und trennt dadurch dorsal von der primitiven Herzhöhle einen paarigen Raum ab. Bei dem Embryo von 7 mm Nackenlänge ist diese Trennung zwar schon weit gediehen, doch noch nicht vollendet. Proximal von der jetzt hoch oben am Aortenbulbus befindlichen Auriculae cordis besteht noch die spaltförmige Verbindung (Fig. 229). Ist dort der vollständige Abschluss erreicht, an dem sich auch das hintere Herzgekröse beteiligt, dann ist die Perikardialhöhle auf immer von dem übrigen Rumpfcölom getrennt. Bis zu dieser Zeit war der Herzbeutel unvollkommen, insofern er hinten direkt mit dem Rumpfcölom zusammenhing, was bekanntlich nach der Vollendung nicht mehr der Fall ist.

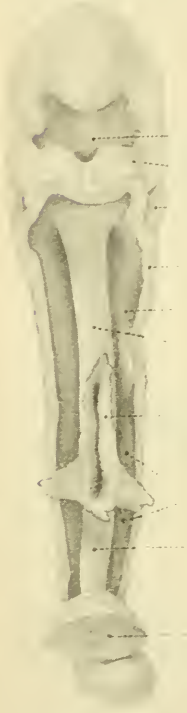


Fig. 227.
Menschlicher Embryo, 2,4 mm Länge, Herz und Dottersack abgelöst, Bauchstiel durchschnitten. Rekonstruktion. Nach His.

Dieses Rumpfcölom kann jetzt als Pleuro-Peritonealhöhle bezeichnet werden. Es stellt einen paarigen länglichen Raum dar, in dessen proximale Hälfte die Lungen eindringen, in dessen distaler Hälfte die Baucheingeweide sich ausdehnen (Figg. 227 und 229).

Bei dem 7 mm langen Embryo sind diese Abteilungen eben in der Trennung begriffen. Der schmale Verbindungsgang (Fig. 228) vereinigt zwar noch beide, aber bald wird er durch das Septum transversum noch mehr geschlossen, als dies bisher der Fall ist. Dann ist die obere Abteilung ein paariger spaltförmiger Raum (Recessus pulmonales), die doppelte Pleurahöhle. Sie ist getrennt in der Medianebene durch eine Fortsetzung des hinteren Herzgekröses, das Mesocardium posterius (Fig. 229), das später Mittelfell heisst. Die Pleurahöhlen sind schon in der frühesten Zeit, in der die Lungen noch nicht angelegt sind, spaltförmige Räume, ebenso wie dann, wenn diese Entwickelung sich vollzogen hat. Fig. 229 giebt den Querschnitt eines Menschen-Embryo durch den proximalen Teil des Herzens. Die Pleuralspalten hängen an dieser Stelle noch mit der Perikardialhöhle zusammen, jedoch drängen sich schon die seitlichen Herzgekröse medialwärts, um demnächst die Pleuralspalten völlig von der Herzbeutelhöhle zu trennen. Die Trennung der Pleuralspalten in eine rechte und linke ist dagegen schon vollzogen; das hintere Herzgekröse und das Mesenterium commune liefern durch ihre Vergrösserung das ganze Mittelfell.

Die Pleurahöhlen sind schon in früher Zeit asymmetrisch, die rechte breiter und kürzer, die linke schmäler und länger, Zeichen, die auch später zutreffen. Auf welche Weise der Abschluss endgültig erreicht wird, ist weder hier noch an dem Verbindungsgang mit der Abdominalhöhle sicher gestellt. Die Pleurahöhlen sind nicht die einzigen Spalten, welche dorsal vom Herzen auftauchen. Zwischen den Falten der embryonalen Gekröse erscheinen vorübergehend noch andere, deren Bedeutung nicht klargelegt ist. Sie gehören vielleicht in das Gebiet der Theromorphien.

Die Bauchhöhle, Cavum abdominale, ist anfangs von grosser Einfachheit, ein länglicher Raum, zu beiden Seiten des geraden Darmrohres (Fig. 227). Bei menschlichen Embryonen von 7 mm Nackenlänge ist sie schon beträchtlich zusammengesetzt wegen der Leber, der Dreh-

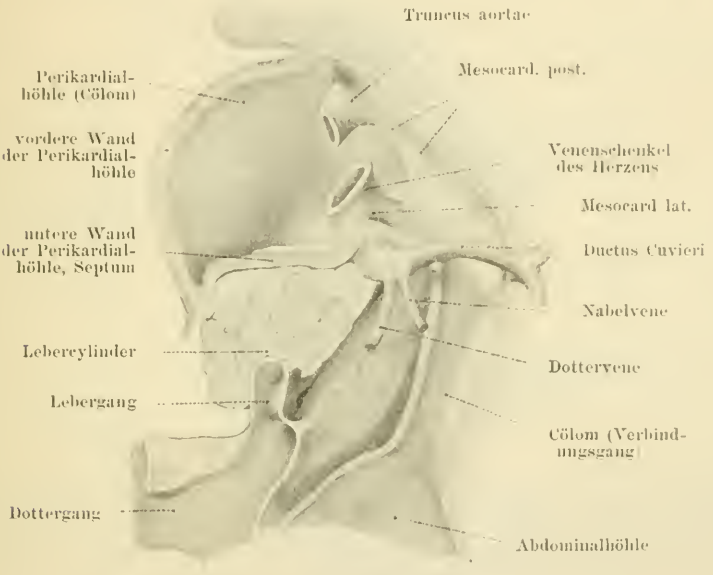


Fig. 228.

Lebergang und Lebercylinder mit Septum transversum. Menschlicher Embryo, 3 mm lang. 16 mal vergr. Die laterale Wand der Perikardialhöhle entfernt. Nach einem Plattenmodell und einer Figur von His.

ungen des Magens, dem Auftreten der Darmschleife, des Mesenterium commune und der Urnieren (Fig. 230). Im Bereich der Leber ist die Abdominalhöhle zwar noch bilateral symmetrisch, aber distal vom Duodenum fliessen die beiden Räume vor der Nabelschleife zusammen.

Die Fig. 230 stellt einen Teil dieser Verhältnisse von einem 7 mm langen menschlichen Embryo schematisch so dar, als ob die seröse Membran des gesamten Cölom herausgeschält wäre. Fensterschnitte gestatten den Einblick in das Innere der drei obengenannten Räume und ihren noch bestehenden Zusammenhang von der rechten Seite her. Die Pleurahöhlen liegen dorsal von der Herzbeutelhöhle. Durch die noch vor-

handenen Spalten sind Pfeile geführt, um die obern Perikardialspalten hervorzuheben. Das seitliche Herzgekröse (Fig. 230) ist aussen mit dem Pericardium verwachsen, von der Körperwand jedoch getrennt dargestellt. Durch das längliche Fenster in der Pleurahöhle erblickt der Beschauer die dorsale Wand des Herzbeutels und das primitive Mittelfell. In die paarigen Gänge, welche (Fig. 228) von den Pleurahöhlen in die Abdominalhöhle führen, sind ebenfalls Pfeile eingezeichnet. Das Mesenterium commune und die Aorta sind kenntlich. Die cylindrische Fortsetzung des Cölom an der ventralen Fläche deutet die Fortsetzung desselben in die Nabelschnur an. Auch in das Rumpfende erstreckt sich schon die Abdominalhöhle bei dem Embryo von 26 Tagen. Das Mesen-

Paarige Gänge.

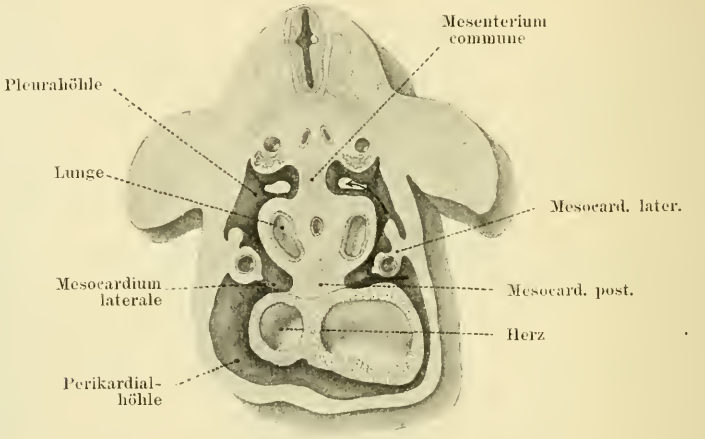


Fig. 229.

Menschlicher Embryo von 7,5 mm Nackenlänge, Alter 4 Wochen. Querschnitt in der Höhe der oberen Extremitäten. Kombinierte Figur. Ein Pfeil deutet auf den Verbindungsgang mit der Abdominalhöhle, der andere auf den Verbindungsgang zwischen Perikardialhöhle und Pleurahöhle.

terium des Enddarms, der Verlauf des Allantoisganges, die Wolffschen Gänge, die Ureteren, die Keimdrüsen und Müllerschen Gänge bedingen dort mannigfache Buchten, von denen bei dem exkretorischen Apparat die Rede sein wird. Das in der Fig. 230 dargestellte Cölom wiederholt teilweise die Form des Rumpfes. Der Herzbeutel springt weit vor, die Abdominalhöhle ist dort, wo die Leber liegt, weit gebaucht und erstreckt sich hinab bis in die embryonale Beckenhöhle. Die dorsale Wand des Cölom ist entsprechend der Rückenkrümmung des Emrbyo ebenfalls gekrümmt. Die Organe, welche die Pleuro-Peritonealhöhle enthält, sind entfernt gedacht. Die Form der Figur nähert sich so dem natürlichen Verhalten bei einem 7 mm langen Embryo.

An der Verbindungsstelle der Nabelschnur mit dem Mesenterium hängt eine schmale, papillenförmige Verlängerung in die Abdominalhöhle bei dem Embryo von 7 mm hinein.

Die topographischen Beziehungen von Leber, Herz und Magen bei einem Embryo von 7 mm Nackenlänge sind lehrreich, um die beträchtlichen Verschiebungen und Wanderungen zu verstehen, welche die Eingeweide erfahren. Auf einem Querschnitt liegen Leber und Magen so hoch, dass sie sich mit dem Herzen in einer Linie befinden. Diese drei Organe liegen dabei in der Höhe des 1. thorakalen Urwirbels, während bei dem Erwachsenen der Magen kaudal vom 12. thorakalen Wirbel sich befindet. Die Arteria coeliaca entspringt in dem menschlichen Embryo von 7 mm gerade gegenüber dem 4. Urwirbel, die Mesenterica superior gegenüber dem 5. Diese Angaben zeigen, wie Magen und Leber allmählich von dem Mund wegwandern und dabei ihre Arterie mit sich nehmen. Ergänzende Thatsachen liefert der Sympathicus. Befindet sich

Wanderung der Organe.

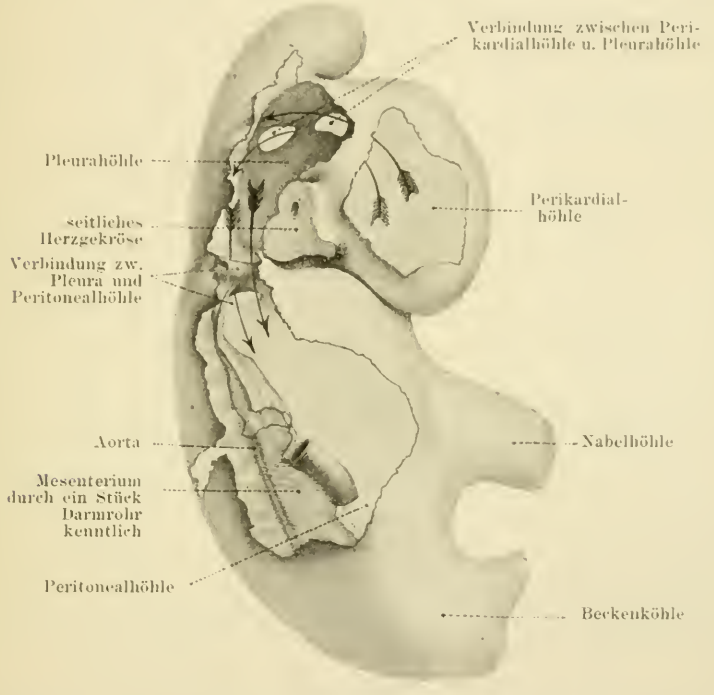


Fig. 230.

Pleuroperitonealhöhle, isoliert dargestellt, an der Seite geöffnet. Menschlicher Embryo, 7 mm Länge, 26 Tage alt. Teilweise nach Mall.

die Arteria coeliaca noch in gleicher Höhe mit dem 1. und 2. thorakalen Urwirbel, so besitzt sie doch schon Zweige von sympathischen Nerven, welche sie umgeben. Während die Arterie herabsteigt, folgen die Nerven, der 3., der 4. u. s. w., einer nach dem anderen, ein Verhalten, das lehrreich ist für den hohen Ursprung des N. splanchnicus (F. Mall l. i. c.).

Im Laufe der späteren Entwickelung entstehen noch mehrere seröse Höhlen in dem Körper des Menschen und der Wirbeltiere, welche entweder Aussackungen der Rumpfhöhlen sind, oder direkt aus Spalten des Mesoderm entstehen. Zu der ersteren Sorte gehören: die Bursa epiploica (Winslow), die Spalte zwischen Hoden und Tunica vaginalis propria und die zahlreichen „Recessus peritonaei". Aus Mesodermspalten gehen hervor: Der

Seröse Höhlen.

Subduralraum und der Subarachnoidealraum des Gehirns und Rückenmarkes und die zahlreichen Gelenkhöhlen, die Schleimbeutel und Sehnenscheiden. Sie alle sind mit einem Epithel bedeckt, dass aus Mesodermzellen hervorgeht.

Die verschiedenen Zustände des Cölom, welche oben für die Entwickelung des Menschen nachgewiesen wurden, finden sich auch in der Reihe der Wirbeltiere ausgeprägt. Die Spaltung des Mesoderm kommt selbst auf noch tieferen Stufen vor. Auch bei Fischen liegt die Perikardialhöhle vor dem Rumpfcölom. Die Verbindungsgänge kommen in manchen Fällen vor. Da Pleurahöhlen fehlen, besteht dort während des ganzen Lebens ein Zustand, der bei dem menschlichen Embryo nur von sehr kurzer Dauer ist. Auch bei einem Teile der Reptilien bestehen noch keine abgeschlossenen Pleurasäcke (Eidechsen, Schlangen); wie bei dem menschlichen Embryo von 7 mm hängen sie mit dem Rumpfcölom zusammen (Fig. 230). Die Scheidung des Bauchcölom von der Perikardialhöhle und den Pleurahöhlen charakterisiert die Säugetiere. — Die serösen Höhlen stehen überall in nahem Zusammenhang mit dem Lymphgefässsystem. Dasselbe ist in erhöhtem Grade bei dem Embryo der Fall, zunächst nachgewiesen bei den Vögeln (Budge)[1]).

Cölomwand.

Bau der Cölomwand. Sie besteht aus Mesoderm, das alle Eigenschaften des jugendlichen Bindegewebes besitzt. Es enthält keine Myotome, ist unsegmentiert und kann deshalb auch als Mesenchym bezeichnet werden, das will sagen, dass aus ihm nur Bindesubstanzen und unwillkürliche, blasse Muskeln hervorgehen. Wenn später in dieser Cölomwand segmentierte Muskeln vorkommen, so gelangen sie dorthin nur durch Einwachsen von den Myotomen aus. Aussen ist die mesenchymatöse Rumpfwand des Embryo bedeckt von Ektoderm, innen von einem Epithel, dem Cölomepithel, das aus Mesodermzellen hergestellt wird.

Cölomepithel.

Das parietale Blatt des Mesoderm hängt mitsamt dem Cölomepithel dorsal, also an der hintern Rumpfwand im Gebiet der Aorta und der Wirbelsäule zusammen mit dem visceralen Blatt des Mesoderm, welches das Ur-Darmgekröse, das Mesenterium commune bildet und von dort aus auf das Darmrohr vom Kopfdarm angefangen bis zum Enddarm übergeht. Dieses viscerale Blatt liefert die Muskelschichten des Darmsystems, die Submucosa, die Bindegewebs- und Mukelzellen der Mucosa. Es ist innen bedeckt vom Entoderm, dem Drüsenblatt, und aussen von dem Cölomepithel, das also nicht nur die Bauchwand, sondern auch alle mit freier Oberfläche versehenen Organe des Rumpfcöloms überzieht. Das Cölomepithel kommt auch in der Perikardialhöhle und in den Pleurahöhlen vor. Im Anfang sitzen seine Zellen unvermittelt auf dem Mesoderm, später auf einer dünnen Schichte fibrillären Bindegewebes. Das Cölomepithel erhält sich während des ganzen Lebens. Unter normalen Verhältnissen liefert es dann eine geringe Menge von Flüssigkeit,

[1]) Mall, F., Journ. of Morph. Vol. 5. Nr. 1 u. 3. 1891. Die verschiedene Gestaltung der Cölome und ihre Entstehung bei Wirbeltieren und Wirbellosen sind zusammengefasst und theoretisch beleuchtet in: O und R. Hertwig, Die Cölomtheorie. Jena 1881, worin auch die bezüglichen Arbeiten von Alex. Agassiz, Huxley, Lankester und Balfour u. A. berücksichtigt sind. Budge, A., Arch. f. Anat. 1887.

welche dem Serum des Blutes ähnlich ist. Die Cölome heissen deshalb in der Anatomie auch seröse Höhlen, und die jene Höhlen auskleidende Schichte, von Zellen und Bindegewebe: seröse Haut oder kurz Serosa. Das Verhalten der ausgebildeten Serosa lehren Anatomie und Histologie. Dort heisst das Cölomepithel „Endothel". Die Bedeutung des Cölomepithels ragt weit über das Individuum hinaus, in ihm ruht bei den höheren Formen das Zellenmaterial für die Erhaltung der Species. Bei vielen Wirbellosen, dann wohl bei allen Wirbeltieren und auch bei dem Menschen ist es die erste Bildungsstätte der Fortpflanzungszellen. Die „Ureier" gehen aus dem Cölomepithel hervor. Auch die Exkretionsorgane stehen mit dem Cölom in Zusammenhang: sie besitzen innere Mündungen, die bei den niedern Wirbeltieren an den Nieren noch während des ganzen Lebens gefunden werden. Dieser weitgehenden Rolle, welche den Cölomepithelien zukommt, entsprechen auch die verschiedenen Zellenformen. Sie sind kubisch im ersten Auftreten; an der Bildungsstätte der Geschlechtsprodukte werden sie cylindrisch; die Nachkommen dieser cylindrischen Bildungszellen werden dann wieder rund und heissen „Ureier", bilden später Dotter, oder verwandeln sich in Samenfäden. Auf der Oberfläche der Ovarien erhält sich die Fähigkeit, Ureier zu bilden, einige Zeit über die Geburt hinaus bei dem Menschen wie bei den Tieren. Die Cölomzellen tragen bei niederen Tieren an gewissen Stellen Cilien und sind auch weniger fest mit der Unterlage verbunden. Dieselbe Erscheinung tritt noch bei dem Menschen in normalen Fällen (Parovarialtrichter, siehe diese) und in pathologischen Zuständen auf (Ovarialcysten). Ihre starke Abplattung auf den serösen Häuten der Cölome bei dem Erwachsenen kennt die Histologie. Ein Zusammenhang der Cölome mit andern Teilen des Körpers findet statt 1. mit dem Lymphgefässsystem, und dadurch auch indirekt mit dem Venensystem; 2. bei dem weiblichen Geschlecht mit der Oberfläche des Körpers durch die Eileiter.

Entwickelung des Urogenitalsystems. Exkretorischer Apparat.

Das Urogenitalsystem umfasst folgende Organgruppen:

1. Die Nierensysteme.
2. Die Geschlechtsdrüsen.
3. Die mit den Geschlechtsdrüsen verbundenen Ausführungswege, oder die Geschlechtsgänge.

I. Die Nierensysteme.

Allgemeines.

Die Nierensysteme werden für sich auch als exkretorischer Apparat bezeichnet wegen ihrer Funktion, Stoffwechselprodukte nach aussen zu leiten. Bei den Cranioten kommen drei Nierensysteme vor, nämlich

1. das Vornierensystem, von dem Hauptorgan der Vorniere, Pronephros[1]), auch Pronephrossystem genannt.

2. das Urnierensystem, von der Urniere so genannt und auch als Mesonephrossystem aufgeführt.

3. das Dauernierensystem, Metanephrossystem, von der Dauerniere oder der bleibenden Niere her so bezeichnet. Die beiden ersten, das Vor- und Urnierensystem, stellen die Grundlage her, auf der sich das System der Dauernieren aufbaut. Bei den Anamnien treten nur die beiden ersten, das Vor- und Urnierensystem, auf, bei den Amnioten und bei dem Menschen Ur- und Dauernierensystem, also die beiden letzten. Ob alle drei Nierensysteme während der Entwickelung angelegt werden und wenn auch nur während ganz beschränkter Dauer auftreten, ist noch nicht festgestellt. Bei den Amnioten und selbst bei den Menschen sollen wenigstens Spuren des Vornierensystems zu finden sein. Es soll deshalb auch das Vornierensystem in Kürze geschildert werden. Viele Bezeichnungen desselben sind aus der Zoologie in die Embryologie herübergenommen worden, weil die Kenntnis des exkretorischen Apparates der wirbellosen Tiere die Einsicht in die merkwürdige Organgruppe der Wirbeltiere wesentlich gefördert hat. Bei den Wirbellosen, vor allem in dem Kreis der Würmer, besteht der exkretorische Apparat aus einem Paar einfacher oder verzweigter Kanäle, die mit einer Zellenschicht ausgekleidet, unbrauchbare Säfte aus dem Innern des Körpers aufnehmen und durch eine Hautöffnung abführen. Besonders entwickelt bei den Ringelwürmern (Anneliden). Ein
Nephridium. solches exkretorisches Organ wird Nephridium genannt. Man unterscheidet an ihm drei Abschnitte: im Innern den Anfang in Form eines
Nephrostom. Wimpertrichters: Nephrostom; den drüsigen Mittelteil, Segmentkanal genannt, und eine äussere Öffnung auf der Haut. Die Flimmerhaare wirken gegen die äussere Öffnung hin. Der drüsige Mittelteil ist gerade oder schleifenförmig oder wiederholt gewunden. Die Zahl der Nephridien ist oft sehr gross und jedes Nephridium kann unabhängig nach aussen münden, oder die Nephridien jeder Seite münden in einen gemeinsamen Gang wie bei den Wirbeltieren. Der ganze Apparat liegt auch bei den Wirbellosen extra Peritonaeum wie bei den Wirbeltieren. Der Flimmertrichter nimmt Flüssigkeit direkt aus der Cölomhöhle auf, der mit Flimmerzellen besetzte Drüsenkanal liefert die einzelnen Exkretionsstoffe, oder mit Konkretionen beladene Zellen gelangen aus der Cölomhöhle durch Vermittelung der Wimpertrichter direkt nach aussen. Die einzelnen Nephridien werden auch Segmentalorgane genannt, weil sie in jedem Segment wiederkehren. Dieser Umstand ist namentlich für ihre Entwickelung bei den Wirbellosen wie den Wirbeltieren

[1]) νεφρός, Niere. Wegen ihrer Lage dicht an dem Kopf heisst die Vorniere auch Kopfniere.

von durchgreifender Bedeutung. In vielen Fällen haben die Segmentalorgane neben ihrer exkretorischen Thätigkeit auch die Funktion, die Geschlechtsprodukte aus der Leibeshöhle nach aussen zu befördern. Noch bei dem Menschen geschieht dies mit Hülfe von Kanälen, welche von dem exkretorischen Apparat herrühren. Der exkretorische Apparat der Wirbeltiere ist gegenüber den einfachen Einrichtungen bei den Wirbellosen ein zusammengesetzter Apparat. Seine drei Nieren funktionieren jedoch niemals gleichzeitig.

a) Die Vorniere, Pronephros.

Die Vorniere, auch Kopfniere genannt, wegen der Lage dicht am Kopfende der Fische und Amphibien, besteht aus Harnkanälchen und Glomerulis, welche mit dem exkretorischen Apparat bei den Wirbellosen vielfache Übereinstimmungen besitzen, unter denen besonders hervor-

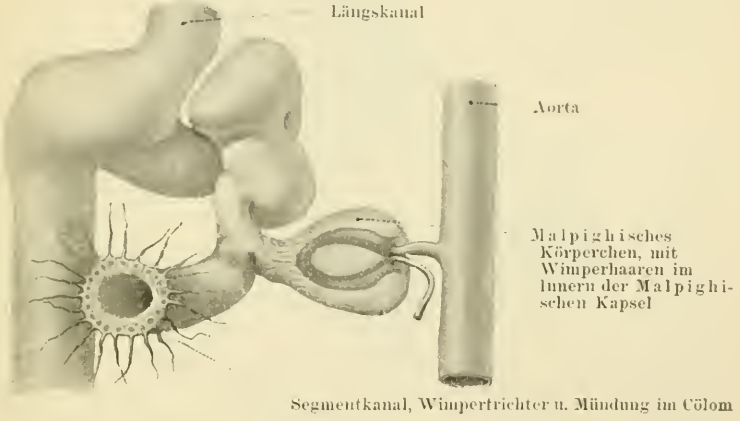


Fig. 231.

Nephridium von einem Amphibium (Ichthyophis glut.). Nach Semon. Links ist der Längskanal, in ihn mündet der Segmentkanal.

treten: a) die Wimpertrichter (Nephrostomen), b) ihr Zusammenhang mit dem Cölom, c) schleifenförmiger und gewundener Verlauf der mit Zellen ausgekleideten Kanäle, d) gemeinsamer Gang für die Ausmündung an der Körperoberfläche, e) Wiederkehr der Nephridien in jedem Segment, also segmentale Anordnung; sekundär ist ihre Zahl oft bedeutend vermehrt. Der beträchtliche Grad der Übereinstimmung tritt an der Abbildung des Nephridium von einer Blindwühle hervor (Fig. 231). Ein Kanälchen führt von der Leibeshöhle in einen retroperitoneal liegenden Längskanal. An dem Kanälchen findet sich ein grosser Wimpertrichter, der frei in das Cölom hineinragt, deshalb auch Peritonaealtrichter genannt. Das Kanälchen ist gewunden und besitzt eine Auskleidung von Zellen. Von dem Cölom aus können Stoffe aus der Leibeshöhle in den retroperitoneal liegenden Längskanal gelangen und somit kann bei

niederen Wirbeltieren die bei den Wirbellosen vorhandene Funktion fortdauern. Es kommt aber stets noch eine zweite charakteristische Einrichtung hinzu, welche vorzugsweise die Flüssigkeitsabfuhr mit übernimmt, nämlich das Malpighische Körperchen[1]). An jedem Segmentalkanal befindet sich eine bläschenförmige Erweiterung mit einem zweiten Wimpertrichter, welche eine Gefässknäuel umfasst. Durch die Blutstauung in dem Gefässknäuel wird Flüssigkeit aus dem Blut dem Segmentalkanälchen zugeführt. Aus solchen Nephridien sind Vorniere und Urniere aufgebaut worden. Jedes dieser Organe hat allerdings besondere Eigenschaften dabei erhalten, aber das Prinzip ist das nämliche.

Die Vorniere entwickelt sich durch Verdickung des parietalen Mesoderm ventral von der Anlage des Myotomes (Fig. 232). Nachdem

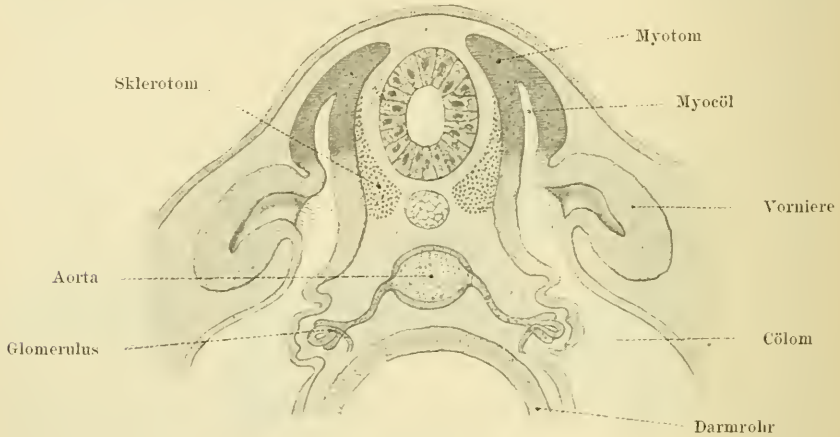


Fig. 232.

Gliederung des Urwirbels bei einem Anamnier (Ichthyophis glut.). Querschnitt in der Gegend der Vorniere. Nach Semon.

diese Verdickung ihre volle Grösse erreicht hat, beginnt sich im Inneren ein Kanal bemerkbar zu machen, der mit dem Cölom in Verbindung tritt. Dadurch sind Gebilde hergestellt worden, welche Divertikel des Divertikel. Cölom genannt werden. An einem solchen Divertikel gehen bald weitere Veränderungen vor sich: der in das Cölom mündende (mediale Abschnitt) wird zu einer S-förmigen Schleife (Fig. 231). Die Mündung in das Cölom erhält einen Wimpertrichter. Ein jedes Divertikel wird also zu einem Nierenkanälchen, ähnlich wie in Fig. 231. An den peripheren Enden verschmelzen die Divertikel zu einem gemeinschaftlichen Längskanal. Je nach der Zahl der Schleifen, welche das Nierenkanälchen ausführt, zeigt ein Querschnitt des Embryo zwei oder

[1]) Unter den Malpighischen Körperchen ist hier, in diesen Erörterungen stets der Glomerulus, das Säckchen (Kapsel) und dessen Verbindung mit dem Segmentkanälchen, dem Wimpertrichter, gemeint.

mehrere Querschnitte des Kanälchens in der Umgebung der Aorta und am meisten lateral, dicht am Ektoderm, den Querschnitt des Vornierenganges oder des Längskanales.

Die Malpighische Kapsel entsteht links und rechts von der Ansatzstelle des Darmgekröses. Das Mesoderm wölbt sich kugelig hervor gegen das Cölom. In jede Wucherung dringt von der Aorta ein Blutgefäss und löst sich ähnlich wie in den Malpighischen Körperchen der echten Niere in Kapillaren auf, die sich durch ein abführendes Gefäss mit der Vena cardinalis verbinden. Das Malpighische Körperchen wird schliesslich mit den Nierenkanälchen verbunden, wobei ein Seitenast des Kanälchens mit seinem Wimpertrichter (Fig. 231) den Gefässkanal samt seiner Hülle und einem kleinen Abschnitt des Cölom umschliesst. Der Längskanal der Vorniere, in seiner ersten Anlage aus einzelnen hohlen Divertikelenden hervorgegangen, wächst allmählich soweit nach hinten, bis er den Enddarm erreicht und sich in die Kloake öffnet. Zur Zeit seiner Entstehung ist er immer dicht unter dem Ektoderm gelegen. Später rückt er, durch Mesoderm getrennt, mehr in die Tiefe. Dieser Kanal hat verschiedene Namen, die später in Gebrauch treten werden, wie Urnierengang, Wolffscher Gang. Im Laufe der Entwickelung wechselt er nämlich seine Funktion. Ursprünglich nur für die Vorniere bestimmt, wird er später auch zum Ausführungsgang der Urniere.

Die Vorniere wird bei den Amphibien gegen das Ende des Larvenzustandes rückgebildet und funktionslos. Nur bei Myxine, Bdellostoma und bei Knochenfischen bleibt sie dauernd erhalten. Bei den Amnioten liegen die Zeichen der Vorniere verborgen. Bei den Säugern sind erst Andeutungen gefunden (beim Kaninchen). Auch bei den Menschen sollen Spuren erhalten sein. Die Grösse der Vorniere wechselt beträchtlich. Bei Triton sind nur zwei, bei Anuren nur drei Nephridien zu finden, welche den betreffenden Ursegmenten angegliedert sind. Bei einem anderen Amphibium, der schon erwähnten Blindwühle, ist die Zahl der Nephridien sehr gross; zwölf wurden in streng segmentaler Lagerung festgestellt, andere sind bereits rückgebildet. Die Entwickelung des Vornierensystems wurde von den Amphibien geschildert, weil die Organisationsverhältnisse klarer liegen als bei irgend einer anderen Wirbeltierklasse, die sonst so lehrreichen Selachier nicht ausgenommen.

Mollier, Arch. f. Anat. 1890. — Field, H. H., Bull. Mus. Comp. Zoolog. Vol. 21. 1891. — Semon, Jenaische Zeitschr. N. F. Bd. 19. 1891. — Rabl, Morph. Jahrb. Bd. 22. 1896.

b) Urniere, Mesonephros, meist Wolffscher Körper genannt.

Auf der Höhe der Entwickelung stellt sie einen dicken, zu beiden Seiten der Wirbelsäule und retroperitoneal angelegten Körper dar. Die freie Oberfläche (Fig. 233) sieht nach dem Cölom, medial grenzt der Wolffsche Körper an die Aorta, die Vena cardinalis und die Wirbelsäule, dorsal an die Rumpfwand; seitlich ist er leicht gewölbt. Dort verläuft der Wolffsche Gang (Fig. 234), der zur Zeit der Entwickelung und im Hinblick auf vergleichend embryologische Thatsachen auch als Vornierengang bezeichnet wird; dort, dicht neben ihm entsteht auch der Müllersche Gang, der bei dem Weibe sich in Tube, Uterus und Vagina verwandelt. Das untere Ende der Urniere läuft verjüngt in dem Becken aus, das obere Ende reicht hinter dem Herzen, ebenfalls verjüngt, in den Bereich

des Kopfdarms. Vorn auf der Urniere liegt eine lang gestreckte, schmale Leiste, die Keimfalte. Sie gehört dem der Urniere dicht anliegenden Peritonaeum parietale an, das zur Zeit nur aus Zellen besteht. Die Oberfläche der Urniere ist nicht vollkommen glatt, sondern zeigt seichte quere Furchen, deren Herkunft mit der inneren Struktur zusammenhängt, die überdies sehr blutreich ist. Nachdem die obere Hälfte zum Aufbau des Nebenhodens verwendet wird, und die untere Beziehungen zu andern Organen erhält, unterscheidet man den Kopfteil der Urniere von dem Schwanzteil. Die Trennungslinie ist durch die Mitte hindurch gedacht. Die Urniere umfasst bei einem menschlichen Embryo von 7 mm Länge (4. Woche) 36 Nephridien und reicht jederseits bis hinter das Lungensäckchen.

Urniere, Kopfteil.

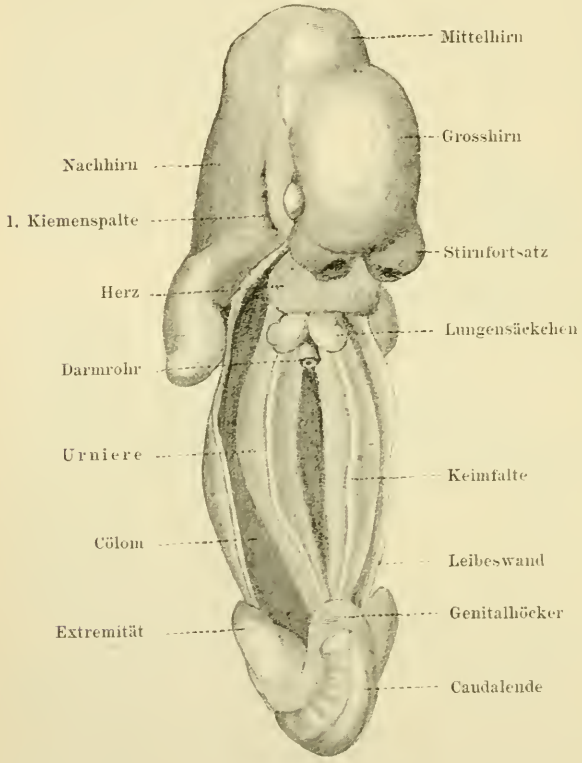


Fig. 233.
Menschlicher Embryo der 5. Woche, die vordere Körperwand entfernt, die Urniere freiliegend. 10 mal vergr.

Die Urnieren besitzen eine grosse Ausdehnung, wenn die Verhältnisse der Dauerniere mit ihr verglichen werden. Dieser grosse Umfang ist ein altes Erbe. Die Urnieren sollen auf der Höhe ihrer Entwickelung funktionieren; sie sind durch Züge mesodermalen Gewebes befestigt, von denen das obere Ende als Zwerchfellband der Urniere bezeichnet wird. Wie schon der Name sagt, zieht es gegen das Zwerchfell hin und zwar als eine bogenförmige Falte, welche in zwei oder drei Ausläufer sich teilt. Am Beckenende befindet sich eine kleine senkrecht stehende Platte: das Leistenband der Urniere, aus dem später das Gubernaculum und das Ligamentum uteri rotundum hervorgehen.

Im Innern zeigt die Urniere eine Serie von Exkretionskanälchen in Form von geschlängelten Harnkanälchen (bei menschlichen Embryonen von 10 mm Länge, Fig. 234). Der Verlauf ist, im ganzen genommen,

quer zu dem Wolffschen Gang. Das eine Ende des Kanälchens mündet in ihn ein, das andere beginnt an der Kapsel des Malpighischen Körperchens. Auf dieser Stufe ist die Weite der Kanälchen ziemlich gleich, etwas später können einzelne Wegstrecken erweitert sein. Die Kanälchen treiben Sprossen (Fig. 234). So können sekundäre und tertiäre Gruppen von Urnierenkanälchen entstehen, wodurch die Komplikation eine sehr ansehnliche wird. Die Malpighischen Körperchen erhalten ihre zuführenden Gefässe aus der Aorta. Die abführenden Venen ergiessen sich in die Venae cardinales jeder Seite. Die Gefässknäuel selbst unter-

Fig. 234.
Urnierenkanälchen, kombinierte Zeichnung. Menschlicher Embryo von 10,2 mm Länge. 260 mal vergr.

scheiden sich nicht von denen der bleibenden Niere. Die Harnkanälchen haben bei den Säugern ein flimmerloses kubisches, bei den Anamnien flimmerndes Epithel. Alle diese Teile sind in Mesoderm eingebettet, das mit zahlreichen Kernen versehen ist. Der Wolffsche und der Müllersche Gang haben in der embryonalen Periode der Säuger ebenfalls ein kubisches Epithel. Bei 3 cm langen menschlichen Embryonen tritt an dem Müllerschen Gang eine konzentrische Lage von mesodermalen Zellen auf.

Der Wolffsche Gang liegt bei dem Menschen im Mittelstück der Urniere lateral und etwas dorsal, ist also bei der Betrachtung von vorn

bei 10—12 mm langen menschlichen Embryonen nicht zu sehen. Die Harnkanälchen der Urniere münden an seiner medialen Seite unter rechten Winkeln ein. Das Ende des Wolffschen Ganges tritt bei menschlichen Embryonen von 4,2 mm (Alter ca. 23 Tage) bis 6,5 mm (Alter ca. 27 Tage) noch in die Kloake: bei menschlichen Embryonen von 11,5 mm Nackenlänge (Alter 32—33 Tage) mündet der Wolffsche Gang an der Grenze zwischen Sinus urogenitalis, d. h. derjenigen Stelle, welche später zu dem Blasenhals wird, Fig. 235, und der Anlage der Harnblase (Fig. 200, Seite 349). Bei menschlichen Embryonen von 17 mm Schädel-Steisslänge ist die Mündung des Wolffschen Ganges von der-

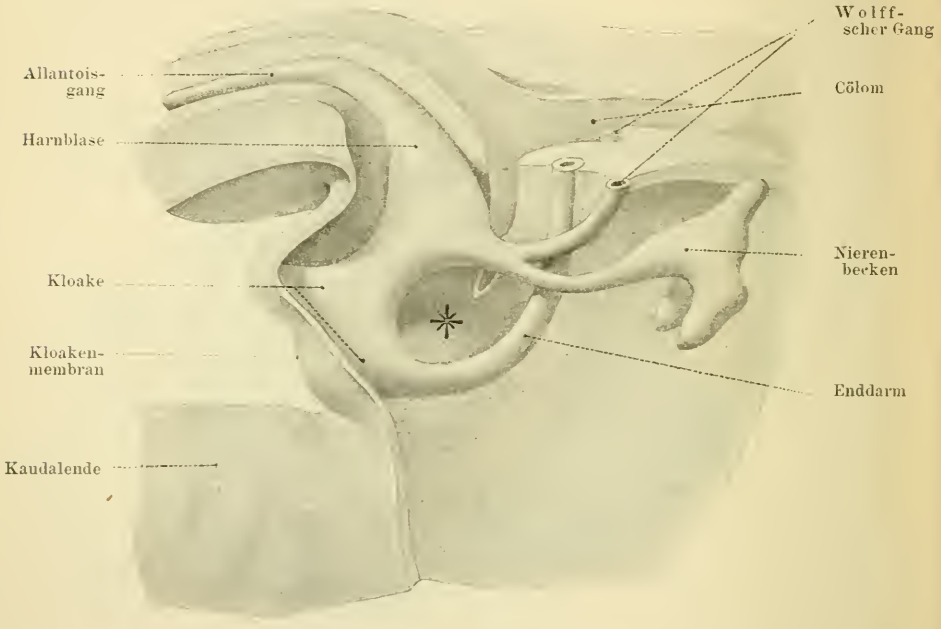


Fig. 235.

Beckenende. Menschlicher Embryo von 11,5 mm Länge. 40 mal vergr. (4 1/2 Wochen.) Nach Keibel. * Septum uro-rectale.

jenigen des unterdessen angelegten Harnleiters der Dauerniere getrennt, aber erst bei Embryonen von ungefähr 3 cm Scheitelsteisslänge (8 1/2 bis 9 Wochen) ist die Entfernung ansehnlich und damit das Gebiet der Harnblase und dasjenige des Sinus urogenitalis einwandfrei bestimmbar. Der Wolffsche Gang mündet also zuerst in die Kloake und erst später in den Sinus urogenitalis. Um dorthin zu gelangen, wendet er sich, wie der Müllersche Gang, am Beckende medial.

Bei menschlichen Embryonen von 17 mm Nacken-Steisslänge (Alter 47 bis 51 Tage) sind die Wolffschen Gänge deutlich sichtbar; die Urniere ist im Vergleich zu ihrer früheren Ausdehnung mehr reduziert. Die Fig. 236 giebt diesen Zustand des exkretorischen Apparates. Der Wolffsche Gang geht

aber im Bogen aus der Urniere hervor, wie dies Joh. Müller von einem Schaffötus, Klaatsch von Beuteljungen (Parameles Gunii und Macropus Benetti) dargestellt haben. Die Keimdrüse ist zu einem ovalen, ansehnlichen Körper geworden, der oben und medial der Urniere anliegt. Auf der linken Seite wurde ein Teil der Urniere abgeschnitten, der Wolffsche Gang geöffnet dargestellt, um die Einmündung der Urnierenkanälchen anzudeuten.

Die Einmündung der Wolffschen Gänge in die Kloake während der Entwickelung bei den Säugern erinnert an das bleibende Verhalten bei Amphibien. In beiden Fällen münden das Darmrohr wie die Gänge in eine Kloake. Bei den Reptilien liegen die Dinge noch ähnlich wie bei den Amphibien. Mit der Einrichtung bei den Monotremen kann das Verhalten bei dem menschlichen Embryo von 11,5 mm Nackenlänge (Alter 32—33 Tage) verglichen werden, bei dem Enddarm einerseits und Sinus urogenitalis und

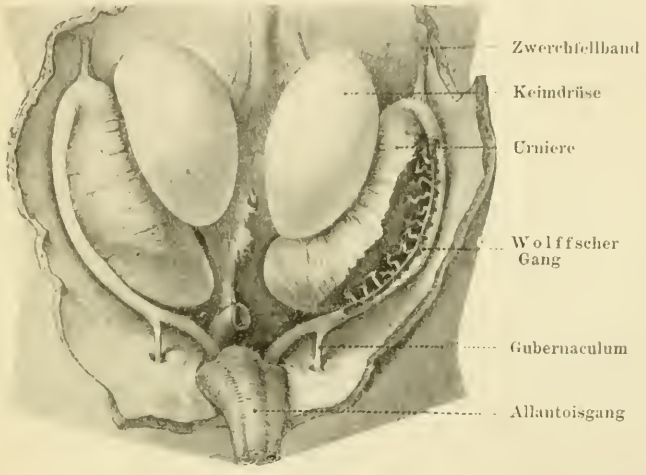


Fig. 236.

Urniere und Keimdrüse. Menschlicher Embryo von 17 mm Länge, Anfang der 6. Woche. 15 mal vergr. Rechts Wolffscher Gang geöffnet.

Harnblase anderseits schon getrennt sind, mit Ausnahme kleiner kaudaler Abschnitte, welche in eine schon stark reduzierte Kloake ausmünden.

Der Müllersche Gang entsteht in beiden Geschlechtern, findet aber verschiedene Verwendung. Er ist auch ein Längskanal, der dem Verlauf des Wolffschen Ganges der ganzen Länge nach dicht anliegend folgt. Sein Entdecker, Joh. Müller, bemerkt schon, dass der Gang an der äusseren (lateralen) Seite hergeht, oben offen ist und dort mit einem deutlichen Trichter über die Urniere hinaufreicht. Dieser Gang entsteht später als sein Nachbar, der Wolffsche und liegt anfangs dorsal von letzterem. Bei menschlichen Embryonen von 17,5 mm (Alter von 47—51 Tagen ♂) ist er eben deutlich mit der Lupe zu unterscheiden und nähert sich mit seinem kaudalen Ende dem Sinus urogenitalis. Bei einem menschlichen Embryo von 3 cm Scheitel-Steisslänge

hat der Müllersche Gang den Sinus urogenitalis eben erreicht, allein er mündet noch nicht aus, sondern es drängen noch die Enden die dorsale Wand des Sinus zu einem kräftigen Wulst, dem Müllerschen Hügel vor. Die Einmündung erfolgt um das Ende des zweiten Monates. Dies Gänge, denn jede Urniere hat einen solchen Gang, liegen im Mittelstück weit auseinander: je näher sie dem Sinus urogenitalis kommen, desto mehr wenden sie sich nach der Mittellinie hin und liegen endlich zwischen den Wolffschen Gängen.

Die bis jetzt über die Urniere mitgeteilten Thatsachen waren den älteren Anatomen und Embryologen zu einem ansehnlichen Teile bekannt; schon C. F. Wolff, Rathke und Johannes Müller haben für alle Klassen viele Beobachtungen veröffentlicht. Die neuere Zeit hat die erste Entstehung der Wolffschen Körper verfolgt. Die Ergebnisse lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

Der Wolffsche Körper entsteht bei den Anamnien und den Sauropsiden aus Abschnitten der Urwirbel. Aus jedem Urwirbel geht eine Portion für den Aufbau dieses secernierenden Körpers hervor, welche man in der neuesten Zeit kurz Nephrotom genannt hat. Man drückt dies auch so aus, das Nephrotom schnürt sich von dem Urwirbel ab, bei Reptilien ist es kugelförmig und bei der Abschnürung erhält sich ein Kontakt mit dem Cölom durch einen epithelartigen Zellenstrang. Dieser spielt in der weiteren Entwickelung eine bedeutende Rolle, weil dadurch eine Verbindung zwischen den Nephridien und dem Peritonaealepithel hergestellt wird; überdies entsteht aus dieser Verbindung bei den Anamnien der frei in das Cölom mündende Wimpertrichter. Dieses kugelige oder längliche Nephrotom streckt sich und führt verschiedene Windungen aus, erreicht den Wolffschen Gang, es entsteht eine Verklebung der beiderseitigen Epithelien und schliesslich ein Durchbruch an der Verklebungsstelle. An der Ausgangsstelle des Nephrotom wird auch der Gefässknäuel von dem neugebildeten Harnkanälchen umfasst und damit ist das einzelne Nephridium der Urniere vollendet. Diese Art der Anlage gilt für Anamnier, für Reptilien und Vögel. Bei den Säugetieren ist der Prozess etwas abgeändert, insofern als die Urniere aus den Mittelplatten entsteht, die aber wahrscheinlich aus Teilen der Urwirbel hervorgehen. Verbindungen der Nephridien mit dem Peritonealepithel haben sich dagegen bei den Säugern noch nicht mit genügender Schärfe nachweisen lassen.

Wimpertrichter.

Die Entwickelung des Wolffschen Ganges, der eine Fortsetzung des Ganges der Kopfniere darstellt, zeigt folgende bemerkenswerte Einzelnheiten: Zur Zeit seiner Entstehung liegt er immer dicht unter dem Ektoderm, später entfernt er sich immer weiter, indem sich Mesoderm dazwischen schiebt. Die vordere Anlage des Wolffschen Ganges aus Divertikeln des parietalen Mesoderm horvorgegangen und dadurch in Zusammenhang mit dem Cölom wurde schon geschildert (bei der Vorniere). Der mittlere und hintere Abschnitt entsteht durch Vordringen der neugebildeten Epithelzellen wie bei einer Drüse. Zunächst zeigt sich eine Periode, in der der Wolffsche Gang, verdickt, zwischen Ektoderm und Mesoderm endigt. Dann kommen neue Zellenmassen aus dem verdickten Ende hervor, die schliesslich den Gang mit der Kloake verbinden. Auf diesem Weg zur Kloake erhält er bei Selachiern und Säugetieren einen vorübergehenden Kontakt mit dem Ektoderm in der Weise, dass sich Zellen an ihn anlegen und vielleicht mit ihm verschmelzen. Bei den übrigen grossen Abteilungen scheint kein solcher vorübergehender

Kontakt vorzukommen. Dieser Ausfall bietet für jede Erklärung grosse Schwierigkeiten. Im Hinblick auf den neuerlichen Nachweis einer Vorniere bei Amphioxus, die in der Leibeshöhle beginnt und in den Kiemenraum (Boveri), also nach aussen mündet, und auf die Thatsache, dass sich die Nephridien der Wirbellosen auf der Haut öffnen, wäre es möglich, dass bei den Selachiern und den Säugern noch Spuren dieser alten Einrichtung insofern auftauchen, als es zu einem vorübergehenden Kontakt zwischen Wolffschem Gang und Ektoderm kommt. (Mehr hierüber bei Rückert, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel und Bonnet 1892 und Rabl, a. a. O. 1896.)

Der Nachweis dieses Kontaktes bei den Säugetieren hat noch ein weiteres Interesse; er findet an der Grenze des mittleren und hinteren Drittels statt. Unter abnormen Umständen könnten nun Ektodermzellen in die Nähe der Keimdrüsen gelangen, dort sich anschliessen und jene Dermoidcysten hervorrufen, welche in dem Hoden und den Ovarien so oft vorkommen.

Die Entwickelung des Müllerschen Ganges ist an den Wolffschen Gang geknüpft. Das Verhalten dabei ist jedoch nicht in der ganzen Länge des Kanales gleich. Das proximale trichterförmige Ende, das über die Urniere emporragt, entsteht aus dem Epithel der Leibeshöhle, das sich in eine Vertiefung einsenkt. Diese Einsenkung stellt eine kurze Rinne dar, welche mit der Leibeshöhle in Verbindung bleibt und später als Tubarostium bezeichnet wird. Diese Rinne setzt sich in einen Kanal fort, der sich in die Tiefe senkt und sich dem in der Nähe befindlichen Wolffschen Gang dicht anlegt. Das distale Ende des Müllerschen Ganges wächst durch Wucherung der Zellen am blinden Ende nach rückwärts. Es entsteht zunächst ein solider Strang, der zwischen dem Wolffschen Gang und dem Peritonealepithel gelegen ist. Dieser solide Strang kanalisiert sich, indem die Zellen auseinander weichen. Bei dieser Art der Anlage ist das Charakteristische, dass sich die Epithelzellen beider Gänge zwar dicht aneinander legen, aber sonst unabhängig von einander bleiben.

Bei Amphibien, Reptilien, Vögeln, Säugern und dem Menschen verläuft der Prozess im ganzen in der angegebenen Weise. Bei Selachiern ist die Bildungsgeschichte verschieden. Hier weitet sich der Wolffsche Gang aus, erhält auf dem Querschnitt eine ovale Form und trennt sich dann in zwei Röhren, indem die Wandungen sich in der Mitte nähern. In den so entstandenen dorsalen Kanal münden die Urnierenkanälchen ein, der ventral liegende wird zum Müllerschen Gang. Die Trennung der beiden Teile beginnt am vorderen Ende. Bei den Amphibien wäre demnach die Entstehung des Müllerschen Ganges abgeändert worden, aber doch nicht in dem Grade, dass nicht eine innige Verwandtschaft des Vorganges sich noch für kurze Zeit erkennen liesse. Bei Tupaja werden drei Trichteröffnungen angelegt, bei Talpa zwei. Der Müllersche Gang wird im distalen Abschnitt grösstenteils vom Wolffschen Gang abgeschieden.

Müller, Joh., Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830. 4°. Mit 4 Kupfertafeln. — Fürbringer, Morph. Jahrb. Bd. 4. 1878. — Sedgwick, A., Quart. Journ. Bd. 21. 1881. — Spee, Graf v., Arch. f. Anat. 1884. — Van Erp Talman Kip, Tijdschrift d. Nederland. Dierkundige Vereenigung. Leiden 1893.

c) Die bleibende Niere (Metanephros), auch Dauerniere genannt.

Die Dauerniere entsteht vom unteren Ende des Wolffschen Ganges aus in Gestalt einer Epithelsprosse (Kupffer). Sie geht von

der hinteren Wand des Wolffschen Ganges aus (Figg. 235 u. 237 *A*), nahe an der vom Entoderm ausgekleideten Kloake, streckt sich bald durch Wachstum in die Länge und zeigt am proximalen Ende erst eine einfache, kolbenförmige Anschwellung, welche bald der Ausgangspunkt weiterer Differenzierungen wird. Die Anschwellung vergrössert sich und bildet zunächst drei bis vier blindgeschlossene Räume, welche dem späteren Nierenbecken gleichen (Fig. 237 *B*). Von ihnen gehen Sprossenbildungen aus, die hohl, an die zahlreichen Nierenkelche erinnern. (Fig. 237 *C*). Diese bilden den Ausgangspunkt für die Herstellung der einzelnen Abschnitte, welche als Malpighische Pyramiden bezeichnet werden. An jedem Nierenkelch entstehen durch Sprossung die Epithelien, Sammelröhren, die sich T-förmig teilen (Fig. 237 *C*); läppchenähnliche Massen bilden

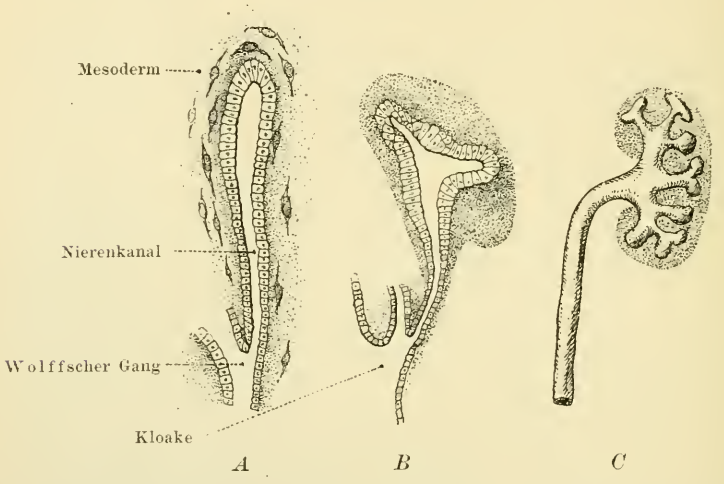


Fig. 237.

Drei Entwickelungsstufen der Dauerniere des Menschen und der Säuger. *A* der Nierenkanal, *B* Auftreten des Nierenbeckens, *C* Entstehung der Nierenkelche, der Sammelröhren und ihrer beginnenden Teilung.

sich bald heraus; schon am Ende des zweiten Monats werden sie an der Oberfläche bemerkbar. Noch beim Fötus sind diese Läppchen als Vorsprünge erkennbar (Fig. 241). Später verschwinden sie in der Regel vollständig bei dem Menschen, während sie bei manchen Säugetieren, (Cetaceen, Robben, Wiederkäuer) persistieren. Dieser Wachstumsprozess verläuft nach dem bei der Drüsenbildung angegebenen Verhalten. Die kolbigen Sprossenenden sind mit dichten Zellenhaufen versehen, welche neue Röhren aufbauen. Die jungen Harnkanälchen sind von Mesoderm umgeben, das sich zwischen die Röhren drängt und wie für alle Drüsen, so auch für den Aufbau dieses Organs unerlässlich ist. Die Epithelsprosse, aus welcher das System der Harnkanälchen hervorgeht, ist sofort bei dem ersten Auftreten in eine Schichte mesodermalen Gewebes

eingebettet. Dieses entwickelt sich mit dem jungen Organ weiter, und modelliert um die Harnkanälchen jene Gewebe, die als bindegewebiges Gerüst, als Blutgefässe und schliesslich als Nierenkapsel bekannt sind.

Die Nierenknospe liegt anfangs im Beckenende (Fig. 235). Bei der weiteren Entwickelung tritt sie unter Zunahme des Volumens hinter der Urniere in die Höhe, während doch die Verbindung mit der Kloake und später mit der Harnblase bestehen bleibt. Dadurch entsteht zwischen den embryonalen Nierenkelchen und der Harnblase ein Kanal, dessen embryonale Form Nierenkanal heisst, während beim Erwachsenen ihn die Anatomie als Harnleiter bezeichnet. Bei dem männlichen Embryo von 6,5 mm bis 11,5 mm Nackensteisslänge sind der Wolffsche Gang und die Nierenknospe noch vereinigt (Figg. 235 u. 240). Bei Embryonen von 25 mm Nackensteisslänge hat sich der junge Harnleiter von dem Wolffschen Gang getrennt und mündet in die Harnblase. Der Harnleiter wandert dabei lateral um den Wolffschen Gang an der Harnblase in die Höhe, eine Verlagerung, die wohl durch das Wachstum der hinteren Wand der Harnblase herbeigeführt wird. Der Harnleiter mündet dann höher aus als der Wolffsche Gang, der am Sinus urogenitalis sein Ende hat. Damit ist die Anordnung der Kanäle im Becken in der Hauptsache vollzogen, wie wir sie bei dem Erwachsenen finden. Nieren-kanal.

Im Innern der Niere steigen die erst entstandenen T-förmigen Kanälchen sofort bis unter die Kapsel, bis zur späteren Rindensubstanz, in die Höhe als Sammelröhren; dort teilen sie sich; jeder dieser Endäste beginnt sich S-förmig zu schlängeln. An der letzten Windung geschehen die Vorbereitungen zur Herstellung eines Malpighischen Körperchens. Das Ende des gewundenen Harnkanälchens biegt sich hakenförmig um, (Fig. 238), verbreitert sich aber dabei, wodurch ein schüsselförmiger Hohlraum entsteht. Dieser, erst seicht, wird anfangs von einer Gefässschlinge und von Mesodermzellen erfüllt, die sich vermehren, den schüsselförmigen Raum ausfüllen, erweitern und endlich kugelig machen. Ein solches Gebilde heisst Ampulle, in der schliesslich ein Vas afferens und efferens auftritt (Fig. 238); damit ist sie zum Malpighischen Gefässknäuel geworden. Er wird, wie die Abbildung ergiebt, von einer doppelten Zellenlage bedeckt, welche durch einen Spalt getrennt ist (Fig. 239). Dieser Spalt rührt von dem Raum im Innern des Harnkanälchens her; seine spätere Bedeutung ist aus den Lehrbüchern der Histologie bekannt; er nimmt das aus dem Gefässknäuel diffundierte Wasser auf und leitet es durch das gewundene Harnkanälchen fort, an welchem, wie an einem hohlen Stiel das Malpighische Körperchen von Anfang an befestigt ist. Die zwei Epithellager werden zu dem visceralen und parietalen Zellen-Belag der Malpighischen Kapsel. Der Gefässknäuel gelangt, was wohl zu beachten ist, nicht durch Einstülpung in die Ampulle; das Gegenteil ist vielmehr der Fall, die Ampulle aus dem schalenförmigen Ampulle.

Endstück des Harnkanälchens hervorgegangen, umfasst das Mesoderm, aus dem der Glomerulus hervorgeht. Die Harnkanälchen, die zu den eben angelegten Glomerulis führen, sind anfangs kurz und einfach geformt, die stärkeren Windungen und die Henleschen Schleifen kommen später: die Harnkanälchen sind vom Anfang bis zum Ende eine zusammenhängende Bildung aus dem Epithel des Nierenkanals.

Grösse der embryonalen Dauerniere: bei einem menschlichen Embryo zwischen der 6.—7. Woche, beinahe 2 mm gross, Lage hinter der Urniere. In der achten Woche 2,5 mm gross, Lage hinter der grossen Nebenniere. Im dritten Monat kommt die Niere kaudal von der Nebenniere zum Vorschein. Die Papillen werden deutlich, die Marksubstanz misst 1,54 mm, die Rinde 0,82 mm. In der Entwickelung begriffene Malpighische Körperchen finden sich vereinzelt noch am siebten Tage nach der Geburt. Die Wanderung der Nieren aus dem Beckenende des Embryo hinauf in die Regio lumbalis erklärt manche abnorme Lage dieser Organe durch Stillstehen auf dem Wege nach oben (primäre Situsanomalie). Bei der Hufeisenniere scheint die Abnormität in den meisten Fällen in dem ersten Hervorsprossen der Nierenknospe und den sich direkt anschliessenden Stadien zu liegen, so dass sie einander zu nahe kommen und mit einander verwachsen. Konkrescenz kommt also abnormer Weise vor. Dabei kann sie sich auf die ganze Anlage oder auf eine sehr kleine Strecke ausdehnen. Aber sowohl diese Abnormitäten als auch die der doppelten Ureteren erfordern zu einer befriedigenden Erklärung vor allem direkte Beobachtungen an Embryonen, bei den sich zufällig solche abnorme Anlage finden. Einseitiger Nierendefekt findet sich schon bei Aristoteles erwähnt. Doppelte Ureteren sind wiederholt beobachtet.

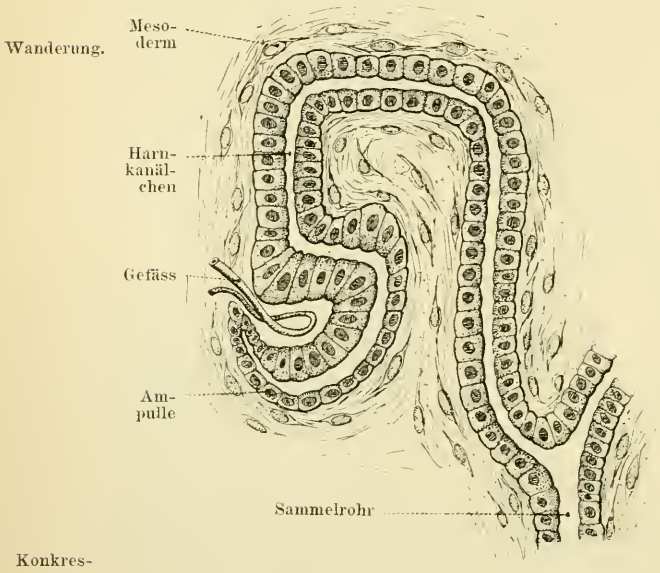


Fig. 238.

Harnkanälchen mit Ampulle im Anfangsstadium. Nach Ribbert. Die histologischen Einzelnheiten stark vergr.

Die stammesgeschichtliche Entstehung der bleibenden Niere ist ein altes Rätsel, wobei es sich fragt, warum denn die Amnioten nach der Urniere noch eine andere erhalten mussten? Die nächstliegende Aufklärung liegt darin, dass mit der höheren Entwickelung an der Urniere ein Funktionswechsel eintrat. Sie trat zum grössten Teil in den Dienst des Genitalsystems und konnte so der Exkretion der flüssigen und festen Harnbestandteile nicht mehr genügen. Es entstand ein neues Organ, die Dauerniere, welche von dem Urnierengang ausgeht und dadurch strenggenommen ein Teil der Urniere

ist. Ihr Aufbau zeigt überdies dasselbe Prinzip der Anordnung: Harnkanälchen, Malpighische Körperchen, Mesoderm.

Wie weit nun alle diese wichtigen Übereinstimmungen in der Organisation ausreichen, eine phylogenetische Beziehung zwischen Urniere und Dauerniere zu begründen, ist noch nicht entschieden. Nach einer Ansicht, die viele Vertreter hat, liefert der Nierenkanal nur den Ureter, die Nierenkelche die Tubuli recti nebst der Marksubstanz, während die Rindensubstanz mit den Malpighischen Körperchen aus einer besonderen kleinzelligen Anlage hervorgehen sollen, welche von dem Schwanzteil der Urniere hergeleitet wird. Das wäre noch ein stärkeres Zeugnis, dass die Dauerniere nur ein hinterer, zeitlich spät auftretender Abschnitt der Urniere sei. Allein dieser doppelte Ursprung, teilweise von der Epithelsprosse des Wolffschen Ganges und teilweise von dem Mesoderm des Schwanzteiles der Urniere, harrt noch der allseitig befriedigenden Beweisführung. Haeckel scheint den richtigen Ausdruck gefunden zu haben, indem er die Dauerniere der Amnioten als jüngere Generation der Urnierenkanälchen auffasst. Die drei Nierensysteme stellen drei verschiedene Generationen eines und desselben Exkretionsapparates dar. Sie entsprechen drei verschiedenen phylogenetischen Entwickelungsstufen der Wirbeltiere, auch dann, wenn die Dauerniere doppelten Ursprunges wäre [1]).

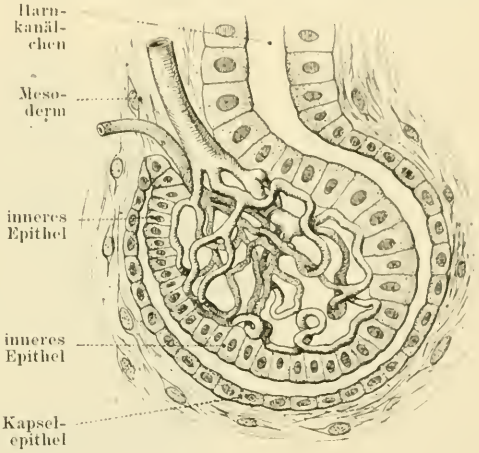


Fig. 239.

Ampulle zu einem Malpighischen Gefässknäuel der Niere. Nahezu vollendet. Die Mesodermzellen im Innern der Ampulle sind der Deutlichkeit willen weggelassen. Die histologischen Einzelheiten stark vergrössert. Teilweise nach Ribbert.

Die Harnblase entsteht aus dem Beckenabschnitt des Allantoisganges, der wie aus den obigen Darlegungen hervorgeht, mit dem vorderen Raum der Kloake zusammenhängt. Sie mündet erweitert in die Kloake ein, ihr proximales Ende verjüngt sich und geht in den engen Allantoisgang über, der im Nabel den Körper verlässt. Soweit der enge Gang in der vorderen Bauchwand verläuft, wird er als Urachus bezeichnet. Es besitzt im Innern einen aus Epithel (Entoderm) ausgekleideten Kanal, aussen eine Schichte von Mesoderm; noch beim Erwachsenen ist der Epithelschlauch nachweisbar. Im übrigen wird der Urachus zu einem Strang, den die Anatomie als Ligamentum vesicale medium bezeichnet. Es führt, wie früher der Urachus, von der Spitze der Blase zum Nabel. Während das obere Ende der Harnblase durch

Urachus.

[1]) v. Kupffer, Arch. f. mikr. Anat. 1. Bd. 1865. 2. Bd. 1866. Toldt, Anz. d. Wien. Akad. Nr 10. 1874. Ribbert, H., Arch. f. mikr. Anat. Bd. 17. 1880. Haeckel, Anthropogenie. 4. Aufl. 1891. Haycraft, Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. 12 1895.

den Abgang des Urachus bestimmbar ist, ist dies mit dem unteren oder Beckenende erst später der Fall, wie die 3 Figuren deutlich erkennen lassen, bei denen nur die Epithelgrenzen gegeben sind, während das Mesoderm fehlt.

In der Fig. 235 ist die Harnblase die direkte Fortsetzung des Darmrohres; den Übergang vermittelt die Kloake. In die dorsale Wand münden der Wolffsche Gang und der Nierenkanal noch vereinigt (menschlicher Embryo von 11,5 mm). Der Sinus urogenitalis fehlt noch, man kann ihn nur kaudal von der Mündungsstelle der beiden Gänge vermuten. Bei dem menschlichen Embryo von 14 mm befindet sich die noch kurze Harnblase proximal und biegt in den Urachus ein, Fig. 240, †. Zwischen der Einmündung des Wolffschen Ganges und der schon ansehnlich reduzierten Kloake hat sich eine Kanalstrecke entwickelt, der Sinus

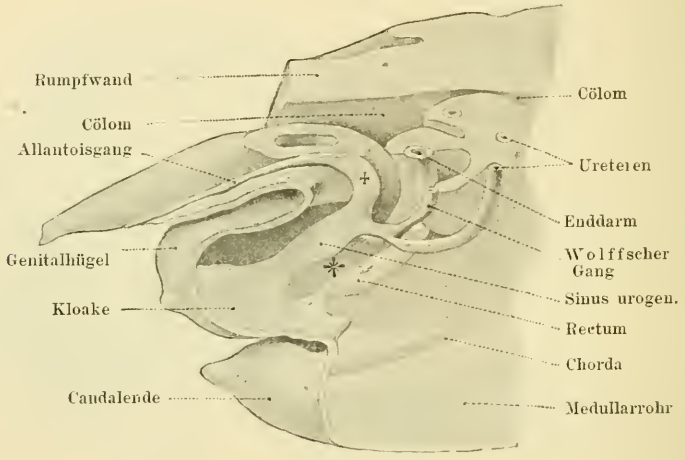


Fig. 240.

Beckenende. Menschlicher Embryo von 14 mm Länge. (5 Wochen.) 20 mal vergr. Nach Keibel. † Harnblase, ✳ Septum uro-rectale.

urogenitalis. Die ventrale Partie der Kloake wurde zu seiner Herstellung verwendet. Um die neunte Woche (Embryo von 25 mm) münden nunmehr die Ureteren und die Wolffschen Gänge an getrennten Stellen des Harnapparates. Was oberhalb der Eintrittstelle der Wolffschen Gänge liegt, gehört zur Harnblase, welche hinter der Sympyhse noch ansehnlich in die Höhe steigt und dabei Spindelform besitzt.

Offener Urachus

Die Harnblase hat bei dem Fötus noch lange Zeit Spindelform. Infolge von Entwickelungsstörung schliesst sich der Urachus nicht; er kann bis zum Nabel reichen und sich dort öffnen, „offener Urachus“. Die Öffnung am Nabel bildet sich meist in den ersten Tagen nach der Geburt beim Abfallen der Nabelschnur. Bleibt das Epithel streckenweise erhalten, so können dort Flüssigkeitsansammlungen entstehen, „Urachuscysten“. Die gemeinschaftliche Mündung von Ureter und Wolffschem Gang, welche bei dem menschlichen Embryo von 32—33 Tagen noch besteht, ist ein primitiver Zustand.

der bei den Reptilien durch das ganze Leben erhalten bleibt. — Die Harnblase erscheint, anatomisch und physiologisch aufgefasst, als ein Teil des Urogenitalapparates, für die Ontogenie ist sie aber ein Teil der im Körper zurückgebliebenen Allantois, die hinwiederum die nächste Verwandtschaft mit dem Darmrohr besitzt, weil sie aus dem Enddarm hervorgeht. Gegen die Ableitung der Harnblase aus der Kloake spricht die vergleichende Anatomie. Beim Neugeborenen und auch später noch liegt die Blase höher als beim Erwachsenen.

Die Nebennieren.

Die Nebennieren entstehen dicht an der Wand der Vena cava inferior zwischen den Urnieren, hinter dem Peritonaeum. In zwei strangförmigen Zügen treten dort mesodermale Zellen auf, von denen die einen gross und rundlich, die andern klein und spindelförmig sind. Die ersten Spuren treten bei Kaninchen am 12. und 13. Tage auf, bei

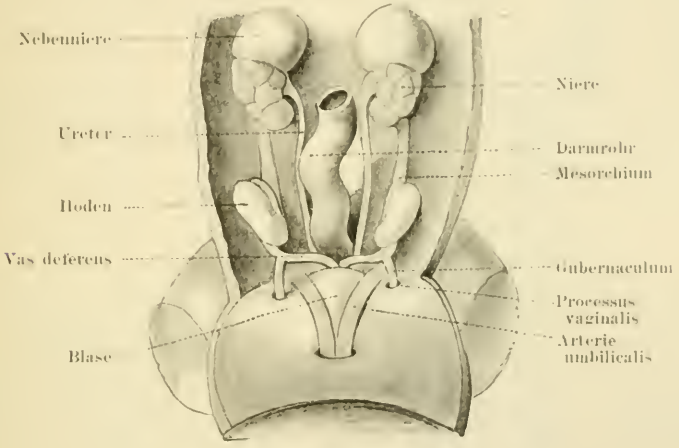


Fig. 241.
Fötus. 7 cm Kopf-Steisslänge. 1 mal vergr. Der exkretorische Apparat mit Dauernieren und Nebennieren.

Schafembryonen von 13 mm Länge: mit der Grössenzunahme des Organs erscheinen Blutbahnen, die sich besonders nach der Mitte des Organs hinziehen. Die Nebennieren sind bei Kaninchen am 16. Tage noch recht klein, 1,5 mm lang, wachsen aber bald zu ansehnlicher Grösse heran und sind in dem mittleren Abschnitt der fötalen Periode sogar grösser als die Nieren (Fig. 241). In der weiteren Ausbildung macht sich schon sehr früh eine Trennung in Rinden- und Marksubstanz geltend, wobei in der Rindensubstanz die reihenförmige Änderung der Zellen vorwiegt. In der Marksubstanz finden sich Nervenbündel. Sie rühren vom Sympathicus her, der zwischen den beiden Nebennierenanlagen auftritt, sobald sie deutlich erkennbar sind. Ein Teil der Elemente des Sympathicus soll von der Nebennierenanlage umwachsen werden. An dem kaudalen

Ende umgreift das sympathische Ganglion die Nebenniere; so kann dadurch wohl der Eindruck entstehen, als ob es mit den Nebennieren zu einem Organ verschmolzen wäre. Sind die Beziehungen zwischen Sympathicus und den Nebennieren bei dem Embryo schon sehr innige, so ist bei dem vollentwickelten Organ der Reichtum von Nerven, grösstenteils aus dem Plexus coeliacus so ansehnlich, dass dadurch die Meinung der vergleichenden Anatomie und Embryologie mehr und mehr an Boden gewinnt, die Nebennieren besässen einen doppelten Ursprung aus dem Mesoderm (für die Rindensubstanz) und aus dem Sympathicus (für die Marksubstanz).

Bei niederen Wirbeltieren sind die Beziehungen zwischen Sympathicus und dem Mesoderm der Nebenniere ebenfalls erkennbar (Leydig, Balfour). Bei den Reptilien treten die Teile in engere Verbindung (Braun) und bei den Säugetieren wird der vom Sympathicus gelieferte Teil (Marksubstanz) von der Rindensubstanz umhüllt (Mitsukuri). Die Rindensubstanz soll von dem Cölomepithel abstammen (Weldon, Hans Rabl) oder vom Malpighischen Körperchen der Vorniere (bei Sauropsiden).

Versprengte Teile der Nebenniere sind als accessorische Nebennieren am Rande des breiten Mutterbandes gefunden worden (Marchand). Sie sind wahrscheinlich mit dem Descensus der Ovarien im Mesoarium herabgewandert.

Mitsukuri, Quart. Journ. Micr. Sc. 1882. Semon, l. c. Weldon, Quart. Journ. Micr. Sc. 1885. Marchand, Arch. f. path. Anat. Bd. 92. 1883.

II. Entwickelung der Geschlechtsorgane.

Die Geschlechtsorgane stellen einen Abschnitt des exkretorischen Apparates dar, der mit dem Bau der Nephridien zusammenhängt. Dieser Abschnitt erhält eine weit in die Zukunft hineinragende Bedeutung. Vergangenheit der Species, der Rasse und der Individualität ruhen in in den Zellen, welche die Keimdrüse zusammensetzen, so gut wie die Zukunft der Species. Seit Jahrtausenden sind es die Zellen der Keimdrüse, welche die Fortpflanzung des Menschengeschlechtes vermitteln, und noch weiter vermitteln werden. Mit der Keimdrüse setzen sich Teile der Urniere in Verbindung, welche bei der Fortpflanzung ebenfalls eine wesentliche Rolle spielen; es sind dies vor allem die Wolffschen und die Müllerschen Gänge. Diese treten ihrerseits in Zusammenhang mit dem Urogenitalapparat, an welchen sich bekanntlich der Geschlechtsfunktion dienliche Organe anschliessen. Die drei Abschnitte der als Geschlechtsapparat zusammengefassten Organe sind:

1. die Keimdrüsen.
2. die Ausfuhrwege der Geschlechtsprodukte.
3. die Begattungsorgane.

Die Keimdrüsen.

Die Keimdrüsen treten in Form einer Längsleiste auf, welche durch eine mächtige Schicht des Cölomepithels dargestellt wird. Diese Keim-

falte[1]) (Figg. 234 u. 242) war schon Joh. Müller und Rathke bekannt, ihr feinerer Bau ist freilich erst viel später aufgedeckt worden. Die Mesodermzellen, welche das Cölom auskleiden, wuchern an dieser Stelle in besonders auffallender Weise und bilden eine mehrfach geschichtete Lage von Zellen, in ihrer Totalität Keimepithel genannt (Fig. 243). Diese Zellen liefern den wichtigsten, die männlichen oder weiblichen Keimzellen produzierenden Teil der späteren Keimdrüse, nämlich die Ureier, grosse rundliche Zellen, welche anfangs für beide Geschlechter vollkommen gleich sind, ferner schliessen sich an Follikelzellen, welche kleiner sind, und endlich Mesoderm.

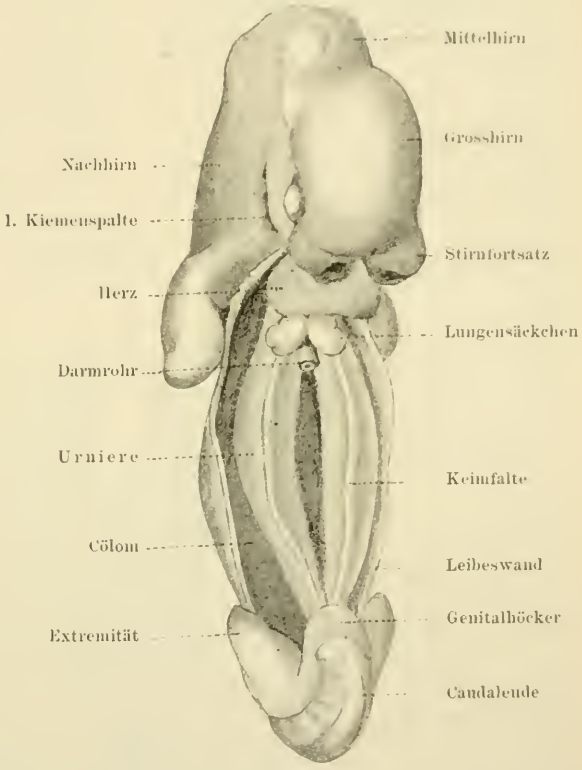


Fig. 242.
Menschlicher Embryo der 5. Woche, die vordere Körperwand entfernt, die Urniere freiliegend. 10 mal vergr.

Die Ureier (Fig. 243) werden nach und nach in mesodermales Gewebe eingebettet, wobei sie einerseits tiefer rücken, anderseits das Mesoderm ihnen entgegenwächst. Auf diese Weise vergrössert sich die Falte, bei den Säugern und dem Menschen namentlich an einer Stelle, auf der Mitte der Urniere. Dort entsteht eine spindelförmige, über die Ebene der Urniere vorspringende Anschwellung, die Keimdrüse (Figg. 236 und 244), eine wie die Keimfalte indifferente, für beide Geschlechter gleichartige Bildung. Vom kranialen Ende der Keimdrüse steigt ein Strang gegen das Kopfende in die Höhe, um sich zum Zwerchfellband der Urniere zu begeben. Vom unteren Ende zieht ebenfalls ein Strang herab zum Wolffschen Gang als Leitband und verbindet sich mit ihm dort, wo später das Leitband (Gubernaculum) abgeht. Die Falten sind erst bei älteren Embryonen ausgeprägt. Der innere Bau

[1]) Geschlechtswall (Waldeyer) bei den Amnioten: Vorkeimfalte (Semper) bei den Selachiern.

der indifferenten Keimdrüse zeigt Ballen oder Stränge von Ureiern, oder deren Abkömmlinge, mit andern kleinen Zellen aus der Keimfalte vermischt und von Mesoderm umgeben. Diese Stränge von Ureiern werden nach und nach vom Mesoderm durchwachsen, bis schliesslich ein einzelnes Urei (oder dessen Abkömmling) mit einem Kranz von kleineren Zellen isoliert ist. Damit sind die ersten Follikel, die Primordialfollikel, fertig. Aus den Ureiern gehen die Ovula, aus den Keimepithelien die Follikelepithelien hervor (Waldeyer); damit verlässt die Keimdrüse ihr indifferentes Stadium und ist zum Ovarium geworden.

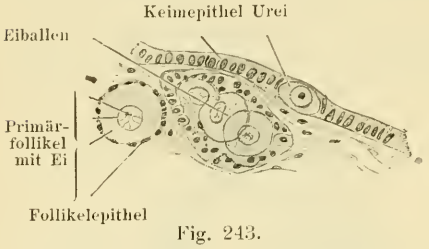


Fig. 243.

Senkrechter Schnitt durch die Rinde des Eierstockes eines 4 Wochen alten Mädchens. 20 mal vergr. Nach Stöhr.

Die männlichen Embryonen haben in ihrer Keimdrüse ebenfalls Ureier, die von den Zellen der Keimfalte herrühren. Auch dort sind die Ureier vermischt mit kleinen Zellen aus der Keimfalte und

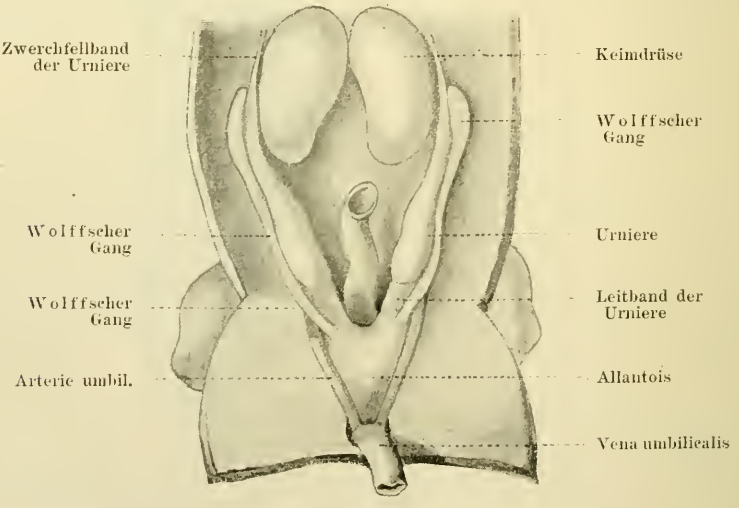


Fig. 244.

Keimdrüse vom Menschenembryo. Alter etwa 40 Tage. 2. Kiemenspalte noch klaffend. 12 mal vergr.

ebenso tritt dort mesodermales Gewebe auf, das die Ballen der Ureier und ihre Nachkommen isoliert. Aber der weitere Ausbau ist wesentlich verschieden von dem des Eierstockes.

Zwitter.

Der Prozess der Einwanderung von Ureiern findet bei den Haussäugetieren während des ganzen embryonalen Lebens statt. Nur bei dem Hunde und bei der Katze setzt der Prozess der Eibildung erst nach der Geburt ein.

Bei dem Menschen dauert die Bildung neuer Eier bis in das zweite Lebensjahr hinein, um dann zu erlöschen. — Der Entwickelungsmodus der Keimdrüsen ist für die Selachier (Semper, Balfour) und für Cyclostomen und Teleostier insofern derselbe, als sich überall die Keimfalte findet und das Keimepithel, das die Ureier liefert, welche in dem mesodermalen Lager einer Keimdrüse sich ansammeln. Die Zellen des Keimepithels haben bei den Säugetieren eine Höhe von 7 μ, die Ureier 9—11 μ. Die Keimfalte tritt bei Schafsembryonen von einer Länge von 11 mm auf (12.—13. Tag), bei Hühnerembryonen am 5.—6. Tag. Die Oberfläche des Keimepithels ist uneben sowohl an der freien Fläche als an der Anheftungsstelle. Die Thatsache, dass die Keimdrüsen indifferent erscheinen und zwar innerhalb der ganzen Reihe der Wirbeltiere, hat zu der Theorie geführt, dass die Keimdrüsen hermaphroditisch seien und die Embryonen selbst damit Hermaphroditen oder Zwitter. Diese Theorie knüpft an die alte Frage über das Geschlecht des Embryo an. Es ist in dieser Hinsicht folgendes zu beachten. Bei allen Wirbeltieren und einer grossen Zahl der Wirbellosen erhalten in der Keimdrüse entweder die männlichen, oder die weiblichen Elemente die Oberhand. Bezeichnet man die Summe der wirksamen Kräfte für das männliche Geschlecht mit m und den indifferenten Embryo mit gross E, dann erhält man die Formel, die folgendes Endresultat giebt $E + m = \delta$. Wenn aber umgekehrt der indifferente Embryo nur jene Summe von wirksamen Kräften enthält, die wir mit w bezeichnen, dann wird das Endresultat sein $E + w = ♀$. Die unbekannten Werte dieser Gleichungen sind m und w. Sie werden erst dann in dem Embryo sichtbar, wenn wir das Geschlecht auf Grund morphologischer Eigenschaften erkennen können, d. h. wenn in dem einen Fall unverkennbar der Eierstock mit Follikeln, in dem anderen Hoden mit den Hodenkanälchen erkennbar sind, aber der Augenblick, in welchem diese Merkmale erscheinen, fällt sicherlich mit ihren ersten Wirkungen in dem Embryo zusammen. Offenbar müssen m und w schon früher vorhanden sein, sonst könnten sie ja nicht wirken, denn ein Eindringen von aussen ist undenkbar. Eines von beiden muss also schon mit dem Furchungskern vorhanden sein. Die männliche oder weibliche Kraft wird also dem Ei unmittelbar mit der Befruchtung übertragen und der Embryo ist immer schon geschlechtlich differenziert, weil mit der Entstehung des Furchungskerns auch die Potenz w oder m sofort entsteht. Für diese Auffassung spricht u. a. die Thatsache, dass die Erzeugung der Geschlechter bei Pflanzen künstlich gelingt durch Einwirkung äusserer Reize auf die Zellen, wie Änderungen des Lichtes, der Temperatur, kurz durch kleine innere und äussere Anstösse, die im Organismus die unendlich variierenden Lebensäusserungen veranlassen oder auslösen. Im Moment der Vereinigung von Ei und Sperma entladet sich die Wirkung. Aus der Embryologie des Menschen spricht dafür die Thatsache, dass Zwillinge, die aus dem nämlichen Ei hervorgehen und also aus einem und demselben Furchungsmaterial, stets gleichen Geschlechtes sind, entweder männlich oder weiblich. Ausnahmen hiervon sind noch nicht nachgewiesen. Ist einmal der Embryo etwa 9—10 Wochen alt, so dürfte es schwer sein, eine Kraft sich vorzustellen, die ihn nunmehr aus dem hermaphroditischen Zustand herausreisst. So mögen die Keimdrüsen wohl sexuell indifferent erscheinen, aber sie sind es in Wirklichkeit doch nicht mehr[1]).

[1]) Diese Frage hat schon eine lange Geschichte: Blainville (in Meckels Arch. Nr. 5. 1819) erklärte jeden Embryo für weiblich, Leuckart (1847) u. A. für geschlechtslos, Bornhaupt für männlich etc.; siehe ferner: Waldeyer, Eierstock

Hoden, Nebenhoden und Urniere.

Die Ausbildung des Hodens (Testis) aus der Keimdrüse (Fig. 245) findet in der Bauchhöhle statt; er wird zu einem ovalen, von den Seiten etwas abgeflachten Körper, der von einer derben Haut der Tunica albuginea, einer Modifikation des Peritonaeum, überzogen ist. Er ist an die dorsale Bauchwand befestigt durch eine kleine Bauchfellfalte, die ihn mit der Urniere verbindet, das Hodengekröse — Mesorchium. Das Innere des Hodens besteht zunächst aus den Abkömmlingen des Keimepithels, welche als Ursamenzellen in das Organ eingedrungen und sich vermehrt haben. Gleichzeitig mit den Ursamenzellen dringen auch noch die gewöhnlichen Zellen der Keimfalte von der Oberfläche ein, welche dann als Follikelzellen bezeichnet werden. Mesodermzellen, die aus der Urniere herstammen, grenzen allmählich die Hodenkanälchen ab, welche aus den strangförmig aneinandergereihten Abkömmlingen der Ursamenzellen und der Follikelzelle entstanden sind.

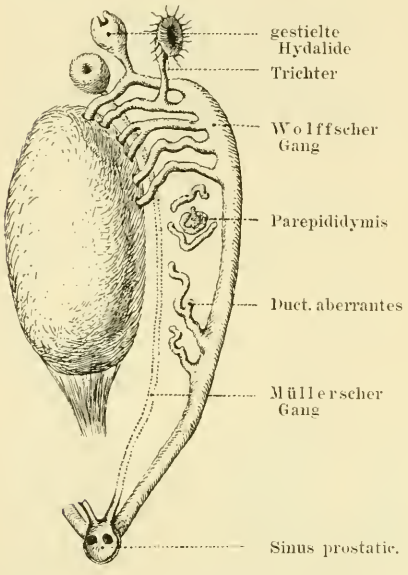


Fig. 245.
Umänderung der Urniere in den Nebenhoden, Verhalten des Wolffschen und Müllerschen Ganges bei dem männl. Embryo, schematisch.

Das Bindegewebe des Hodens entstammt dem Mesoderm der Keimdrüse, bildet die bekannten Septula testis, ist durch eigenartige Bindegewebskerne ausgezeichnet und lässt Spalträume für die Cirkulation der Lymphe entstehen. Von ihm stammt auch die Membrana propria der Hodenkanälchen. Sie setzen sich nach vielfachen Windungen in das Rete testis fort und jenseits derselben wird die Verbindung mit der Urniere hergestellt.

Der Nebenhoden, Epididymis, entsteht aus dem Kopfteil der Urniere, der deshalb auch kurz Sexualteil der Urniere genannt wird. Die dort befindlichen Kanälchen der Urniere treiben Sprossen in den Hoden hinein (Fig. 245), die sich mit den Hodenkanälchen im Rete testis verbinden. In der 10.—12. Woche bestehen zehn bis zwanzig kurze querlaufende Verbindungsröhren zwischen Urniere und Hoden, welche

und Ei. 1870. Mit 6 Taf. Semper, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Würzburg 1875. Balfour, F. M., Journ. of Anat. Vol. 10. 1876. Klebs, G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896. Mit Tafeln.

jetzt als Ductuli efferentes testis zu bezeichnen sind. Aus ihnen werden die Lobuli vasculosi dadurch, dass die erst wenig geschlängelten Urnierenkanälchen sehr stark in die Länge wachsen (4.—5. Monat) und sich aufknäueln. Starke Windungen macht auch später, als Ductus deferens der frühere Wolffsche Gang, wodurch der gewundene Schwanz des Nebenhodens entsteht. Aus dem Wolffschen Gang wird also der Ductus deferens durch die ganze Reihe der Gnathostomen (Fig. 245).

Der Wolffsche Gang dient bei den Amphibien gleichzeitig als Harn- und als Samenleiter. Die aus dem Hoden austretende Samenflüssigkeit wird in die Malpighischen Kapseln geleitet und gelangt von diesen aus in den Urnieren- oder Wolffschen Gang. Bei den Säugetieren werden diese bei den Amphibien bleibenden Zustände in einer frühen Entwickelungsperiode rasch vom Embryo durchlaufen. Die Harnsekretion vollzieht sich durch ein neues Organ, die Dauerniere, und der Kopfteil der Urniere übernimmt die Beförderung des Sperma, wobei die Urnierenkanälchen direkt mit den Hodenkanälchen sich verbinden. Die Malpighischen Kapseln der Urniere gehen zu Grunde. — Sexualstränge (Markstränge, Segmentalstränge) heissen aus Zellen gebildete, verzweigte Stränge, welche sich im jugendlichen Hoden finden und von der Urniere aus in den Hoden hineinwachsen sollen. Es wird ihnen oft eine bedeutende Rolle zugeschrieben. Sie sollen zu den geraden und geschlängelten Samenkanälchen sich umwandeln, während ihre spezifischen Zellen von der Keimfalte in Form von Ureiern abstammen[1]). Sexualstränge.

Der Schwanzteil der Urniere verkümmert und die verkümmerten Kanälchen erscheinen als sogenannte rudimentäre Organe im Bereich des Hodens und des Nebenhodens (Fig. 245):

1. Paradidymis (Giraldès) ist ein solch rudimentäres Organ. Bei älteren Embryonen finden sich zwischen dem Anfang des Samenleiters und dem Hoden kleine gewundene, meist blind endigende, oft gelbliche Kanälchen, zwischen denen auch verödete Malpighische Körperchen vorkommen. Kanälchen und Malpighische Körperchen stammen von der Urniere ab. Die Kanälchen enthalten im Innern Flimmerepithel. Bei 6—10jährigen Kindern sind sie noch sehr gut erhalten[2]).

2. Ductuli aberrantes des Nebenhodens sind Urnierenkanälchen, welche mit dem blinden Ende kleine Konvolute bilden, während das andere den Zusammenhang mit dem Wolffschen Gang bewahrt hat. Die Ductuli aberrantes scheinen den Anschluss an den Hoden verfehlt zu haben (Fig. 245).

3. Appendices Epididymidis sind bald cystische Bildungen, sogenannte Hydatiden oder trichterförmige Anhängsel von differenter Grösse und Zahl am Kopf des Nebenhodens. In der Regel ist ein gestieltes, mit Flüssigkeit gefülltes Bläschen vorhanden (gestielte Hydatide). Einige dieser Gebilde sind trichterförmig und tragen einen inneren Überzug von Wimperepithel, der auch im Inneren der Hydatiden vorkommt. Die Wimpertrichter haben eine offene Kommunikationen mit dem Cölom des Hodens (Cavum tunicae vaginalis). Durch alle diese Eigenschaften geben sich diese Anhangsgebilde als Reste der Urniere zu erkennen. Diese Annahme wird noch dadurch gestützt, dass

[1]) Semon, Die indifferente Anlage der Keimdrüsen und ihre Differenzierung zum Hoden. Jena 1887. Mit 1 Tafel. Litteratur ebenda und in einem Referat von Born in Merkel und Bonnet, Ergebnisse. Bd. 4. 1894. Ähnliche Sexualstränge kommen auch im Ovarium vor (siehe dort). — [2]) Czerny, A., Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33. 1889.

rudimentäre Bildungen derselben Art, welche mit der Urniere zusammenhängen, auch an dem Ovarium und seiner Nachbarschaft vorkommen. Manche Cysten des Nebenhodens rühren von pathologischer Erweiterung und Veränderung der rudimentären Organe her. Abgesehen von den älteren Autoren Haller, Lauth, vergleiche Waldeyer l. c.

Rudimentäre Organe, welche auf der Rückbildung des Müllerschen Ganges bei dem Manne beruhen, sind:

4. Der Appendix testis, die ungestielte Hydatide (Morgagni), sitzt am vorderen Umfang des Nebenhodens und ist das Homologon der Pars infundibuliformis tubae. Die Hydatide besitzt wie der Tubenpavillon einen Überzug von Flimmerepithel. Ihre Ausbildung variiert bedeutend, indem sie bald ein solides Läppchen darstellt, bald cystische Einlagerungen enthält, bald endlich im offenen Zusammenhang mit einem Rudiment des Müllerschen Ganges am Nebenhoden gefunden wird (Kobelt). Sie kann überdies mit Kanälchen des Nebenhodens (also der Urniere) in Verbindung stehen, insofern öfter ein Ductulus aberrans von letzterer in die Hydatide eintritt. So erklärt sich die von Luschka und Becker gemachte Beobachtung von Spermatozoen in einer solchen Hydatide. Zuweilen öffnet sich ein Ductulus aberrans auf ihrer Oberfläche (Roth). All diese letzterwähnten Verbindungen mit Kanälchen der Urniere oder ihren Nachkommen, den Nebenhodenkanälchen, sind sekundärerer Art. Die Rückbildung des obersten Tubenendes zu einer kleinen Hydatide beim Manne, sowie der Überzug von Flimmerepithel zeigen die Zähigkeit des Organismus, Teile des Müllerschen Ganges auch an der männlichen Keimdrüse festzuhalten.

5. Rudimente des mittleren Abschnittes des Müllerschen Ganges finden sich oft zwischen Hoden und Nebenhoden in Form eines feinen mit Flimmerepithel ausgekleideten Ganges, bisweilen von 2 cm Länge und darüber.

6. Vesicula prostatica heisst ein Rest des kaudalen Abschnittes der Müllerschen Gänge, bestehend in einer kleinen Tasche, welche sich von der Mitte des Samenhügels gegen die Prostata hinsenkt. Diese Tasche ist der Rest der verschmolzenen Müllerschen Gänge. Der Name Uterus masculinus führt zu Missverständnissen, denn diese kleine Tasche entspricht mit ihrer Wand keinesfalls dem Uterus, sondern nur dem Endabschnitt des Sinus genitalis, aus dem die Scheide hervorgeht. Bei dem Pferd, Schwein und Rind ist diese Vesicula prostatica sehr charakteristisch, denn sie hat noch zwei seitliche Buchten (Bonnet).

Roth, M., Urnierenreste beim Menschen. Festschr. der Basler Universität. 1882. — Poirier, Verhandl. 10. internat. Kongr. Berlin 1890. Bd. 2.

Entwickelung der Samenfäden.

Die Hodenkanälchen zeigen nach einiger Zeit eine das Lumen vollständig erfüllende Menge von zweierlei Zellenformen: Follikelzellen (Sertolische Zellen) mit kleinem, runden oder ovalen Kern, und Stammzellen (Spermatogonien) mit grossen, runden Kernen, die nach aussen scharf abgegrenzt sind, was bei den Follikelzellen nicht der Fall ist. Die Follikelzellen sind in dem jugendlichen Hoden ausserordentlich zahlreich und ihre Kerne enthalten 3—4 Kernkörperchen. Die Stammzellen (Spermatogonien oder grosse Zellen) erinnern an junge Eizellen: der Zellkörper zeigt eine deutliche Schichtung, der Kern ein dichtes chromatisches Netzwerk. Sehr viele dieser Stammzellen findet man in Mitose

begriffen. Sie liefern „Mutterzellen", welche der Stammzelle (Spermatogonie) in allen Haupteigenschaften gleichen. Aus diesen Mutterzellen gehen nun weitere Nachkommen hervor (Fig. 246), kleinere, mit mehreren Nukleolen im Kern, die oft in 3—4 Schichten übereinander gelagert sind: die Samenzellen (Spermatiden). Aus den letzteren entstehen endlich die Samenfäden. Der Kern jeder Samenzelle wird zum Kopf, das Protoplasma zum Schwanz. Das Mittelstück geht wahrscheinlich aus dem Centrosoma hervor. — Die Follikelzellen, welche im Beginn der Entwickelung zahlreich vorhanden sind, werden später durch Stammzellen an die Membrana propria der Harnkanälchen hingedrängt, wo sie nun eine einzige Schichte als „Stützzellen"[1]) bilden. Sie ragen mit langen Fortsätzen nach dem Centrum des Hodenkanälchens. Dort erscheinen die Fortsätze nach der Pubertät dann massenhaft besetzt von Samenfäden. Einen Überblick über diese Vorgänge giebt die schematische Fig. 246, aus der deutlich wird, dass es zahlreicher Wandelungen bedarf, bis die aus dem Mesoderm hervorgegangenen Stammzellen der Keimfalte als Spermafäden ausgebildet sind. Die Fig. 247 giebt noch Einzelnheiten, welche die letzte Umwandlung der Samenzelle in einen Samenfaden erkennen lassen, worunter die Modellierung des Protoplasma der Samenzelle und des Kerns mit seinen Kernfäden aus der rundlichen Form zu einem cylindrischen Stäbchen in erster Linie zu beachten ist. In dem speziellen Fall der Urodelen geht das gesamte Chromatin des Kerns in den langen, stark tingibeln, spiessförmigen Kopf über. Das eine Ende der Samenzelle wird bei der Verlängerung dicker (Fig. 247 *b*), es wird zum hinteren Ende des Kopfes.

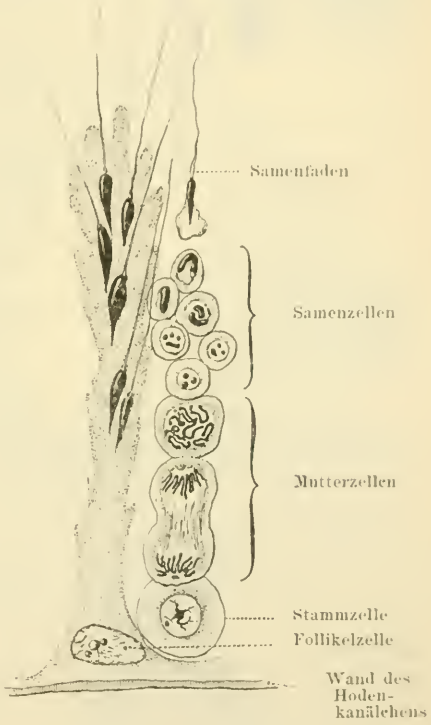


Fig. 246.
Entwickelung der Samenfäden. Schematisch.

Der Samenfaden entspricht einer Zelle, das ist das unumstössliche Resultat aller Untersuchungen. Aus der Fig. 247 ist die Reihe der Zellgenerationen zu erkennen, welche entstehen müssen, bis der Samenfaden seine reife Gestalt endlich erreicht hat. Dabei ist aber zu berücksichtigen,

[1]) Andere Synonyma: Fusszellen, Sertolische Zellen, vegetative Zellen.

dass schon einige Zellengenerationen vorausgingen, bie die Ureier und die Follikelzellen der Keimfalte in den Hodenkanälchen heranreiften. Überdies ist zu beachten, dass die Samenfäden in letzter Linie von Mesodermzellen abstammen und dass sie in eine spezifisch für die Fortpflanzung der Species organisierte Zelle umgewandelt sind, welche Protoplasma und Chromatin in konzentrierter Form enthält. — Azoospermie heisst Fehlen der Keime bei dem Manne. — Die Entwickelung der Spermafäden ist am besten von den niederen Wirbeltieren bekannt, namentlich von den Urodelen, weil dort die Elemente besonders gross sind und andere günstige Umstände die Untersuchung erleichtern. Über die Entwickelung der Samenfäden bei den Säugern bestehen viele Meinungsverschiedenheiten.

Fig. 247.

Samenzelle (Spermatide) vom Salamander. *a, b, c, d* Reihenfolge der Entwickelungsformen bis zur Ausbildung des Kopfes und der Anlage des Schwanzes. Nach Flemming. Immersion.

Kölliker, Gewebelehre. 5. Aufl. — La Valette St. George, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25. 1885. Bd. 27. 1886. Bd. 28. 1886. — Flemming, ebenda Bd. 31. 1888. Hermann, ebenda. Bd. 33. 1889. — Waldeyer. Anat. Anz. Jena 1887, mit ausführlichem Litteraturverzeichnis. — Fick, R., Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56. 1893.

Entwickelung des Eierstockes aus der indifferenten Keimdrüse.

Die langgestreckte, indifferente Keimdrüse nimmt bei dem weiblichen Embryo eine bohnenförmige Gestalt an, hat eine freie Fläche und eine an dem Ligamentum latum befestigte, das hier noch Mesoarium, Eierstocksgekröse, heisst. Dort ist der Hilus mit dem Ein- und Austritt der Blutgefässe. Das Mesoarium stellt gleichzeitig die Verbindung mit der Urniere her. Vom oberen Pol des Eierstockes geht, wie von dem Hoden, eine Verlängerung aus, welche später mit der Fimbria ovarica, der Eierstocksfranse, verwächst; vom unteren Pol des Eierstocks geht das Eierstocksband aus, das während des embryonalen Lebens sich direkt in das Ligamentum uteri teres fortsetzt, später aber in zwei Abschnitte zerfällt, in das Ligamentum ovarii proprium, und in das Ligamentum uteri teres. Im Gegensatz zu dem Verhalten beim männlichen Geschlecht, wird der Müllersche Gang bei dem weiblichen Geschlecht hervorragend entwickelt. Bei allen gnathostomen Wirbeltieren, von den Selachiern hinauf bis zum Menschen wird

Mesoarium.

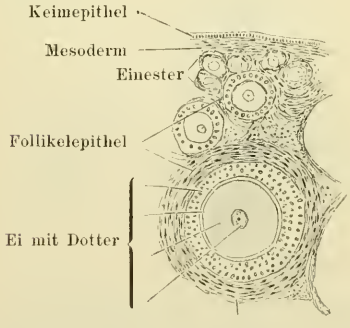


Fig. 248.

Schnitt durch die Rinde eines Kaninchenei-erstockes. 90 mal vergr. Nach Stöhr.

dieser Müllersche Gang zum Eileiter (Oviductus). Damit ist der Kanal zur Fortleitung der Eier, der Ovidukt, entstanden.

Der Eierstock besitzt von der ersten Zeit der Keimdrüsenanlage her die Ureier und daneben die kleineren, von der Keimfalte stammenden Follikelzellen. Dieses Keimmaterial vermehrt sich, erhält aber gleichzeitig neue Zufuhr von dem Keimepithel an der Oberfläche des Eierstockes, wo es sich noch längere Zeit auf einem begrenzten Gebiet, der Keimplatte, erhält. Das Keimepithel wird ausgesprochen cylindrisch, untermischt mit einzelnen grösseren, mehr rundlichen Zellen, welche als Ureier bezeichnet werden. Von der Keimplatte aus, so heisst die Stelle auf dem Ovarium für die Produktion von Ureiern, Keimplatte.

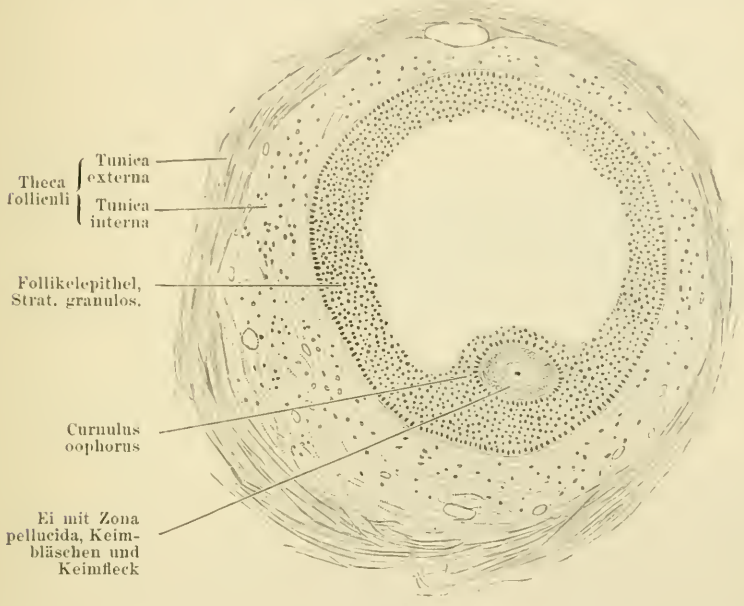


Fig. 249

Follikel eines 8jährigen Mädchens. 90 mal vergr. Der helle Raum im Innern enthält den Liquor folliculi. Nach Stöhr.

dringen zapfen- oder schlauchförmige, die Ureier enthaltende Epithelwucherungen in das Mesoderm des Eierstockes hinein. Es werden ganze Komplexe von Ureiern und Keimepithelien in das Innere des Eierstockes von der Keimplatte her versenkt (Fig. 248). Kurze Zeit erscheint das Innere dann beschaffen wie eine schlauchförmige Drüse, von sogenannten Pflügerschen Schläuchen durchsetzt. Diese Schläuche oder Eistränge werden nun von Mesoderm in grössere oder kleinere Partien, die Eiballen (Fig. 248) getrennt. Wenn im zweiten Jahr diese Produktion endlich aufhört, dann wird durch eine dichte Bindegewebslage das Innere des Eierstocks gegen die Keimplatte abgeschlossen. Diese Bindegewebslage wird dick und stellt die Albuginea des Eierstockes dar.

Unterdessen schreitet in dem Stroma des Eierstockes die Isolierung der Zellballen fort, bis schliesslich Primitivfollikel entstanden sind, in deren mesodermaler Hülle oder Theca sich das Primitivei befindet, umgeben von einer einfachen Lage von Zellen, dem Follikelepithel (Fig. 248). Hat sich jetzt schon ein wesentlicher Unterschied zwischen Follikelzellen und dem Primitivei gezeigt, so verschärft sich der Gegensatz von nun an mehr und mehr. Das Follikelepithel vermehrt sich und überzieht in mehreren Lagen die Wand: Stratum granulosum. Um das Ei herum legen sich die Follikelzellen in besonders grosser Zahl, sodass es von allen Seiten umgeben wie im Innern eines Hügels versenkt liegt: Cumulus oophorus. Die Follikelzellen sind nicht alle von gleicher Beschaffenheit, die dem Ei dicht aufliegende Schichte ist bei manchen Tieren cylindrisch, ebenso die äusserste der Follikelwand angelagerte, während die übrige Zellenmasse im frischen Zustand eine deutliche Gliederung in Zellen vermissen lässt und mehr einem Syncytium gleicht.

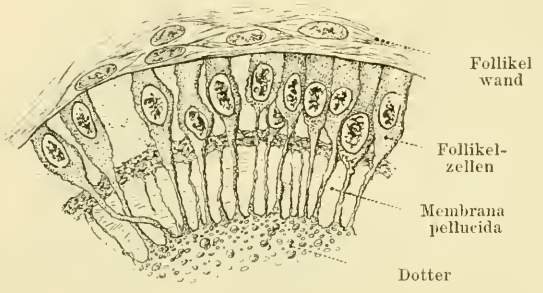


Fig. 250.
Randpartie eines Follikels. Die Follikelzellen senden durch die Dotterhaut protoplasmatische Fortsätze. Nach G. Retzius.

Die physiologische Bedeutung der zahlreichen Zellen beruht darin, dem Ei Nährmaterial zuzuführen. Dieses für die Fortpflanzung der Species heranreifende Gebilde reisst geformte und ungeformte Teile an sich um sie zu verarbeiten. Geformtes Protoplasma dringt von den Follikelzellen aus in Form von feinen Fäden durch die Eimembran ein (Fig. 250). Von diesem Gesichtspunkt aus werden die Follikelzellen die Ernährer des Eies. Im ferneren Verlaufe der Ausbildung des Follikels tritt zwischen den Zellenmassen eine Lücke auf, die sich mit seröser Flüssigkeit füllt: Liquor folliculi (Fig. 249). Jetzt ist jene Stufe der Ausbildung erreicht, welche Graafscher Follikel heisst, der sich aus dem Stroma des Eierstockes herausschälen lässt, und oft schon durch die Albuginea hindurch bemerkbar ist, oder bei stärkerer Zunahme halbkugelförmig über die Fläche der Albuginea hervorspringt.

Veränderungen an dem Ei. Es hat an Umfang zugenommen. Das lebendige Eiweiss in ihm und der Dotter haben sich vermehrt und es ist eine abschliessende Membran, Oolemma (Zona pellucida) entstanden, an der bisweilen radiäre Streifung gesehen worden ist. Andere Veränderungen siehe in dem Kapitel über Reifung des Eies (S. 25 u. ff.).

Die Hülle des Graafschen Follikels, Theca folliculi, (Fig. 249)

erhält ein reiches Blutgefässnetz, das bis dicht an die Membrana granulosa herantritt. Die Schichte, in der die kleinen Gefässe verlaufen, wird dadurch rötlich. Die Theca geht schliesslich in das Stroma ovarii über. Die Follikel befinden sich in der Rindenschichte des Eierstockes, die sich dadurch als keimbereitendes Organ besonders bemerkbar macht, gegenüber dem Hilus, in dessen Gebiet die Blut- und Lymphgefässe liegen. Da die ganze Bedeutung des Follikels in der Ausbildung der Eizelle liegt, hängt seine Dauer von der des Eies ab, endet mit dem Austritt der Eizelle oder ihrem Untergang. Wie durch die spezifische Natur des Eies, so wird auch durch diese Vergänglichkeit des Follikels der Unterschied der Eischläuche und der Eifollikel von jeglicher Drüsenstruktur deutlich erkennbar.

Die in den Eifollikeln gegebene Komplikation ist erst ein in der Wirbeltierreihe erworbener Zustand. Bei niederen Abteilungen (Fischen, Amphibien) ist der Eifollikel eine blosse Einsenkung des Epithels, die sich in vielen Fällen nicht einmal vollständig abschnürt. Es ist dort die Beziehung des Keimepithels zum Follikelepithel und zu dem sich differenzierenden Ei viel unmittelbarer. Daraus geht hervor, dass die ganze Follikelbildung nur darauf abzielt, einer Keimzelle zu einer höheren physiologischen Rolle zu verhelfen. Bis zu den Säugetieren hin stimmen die Eifollikel der Wirbeltiere im wesentlichen überein. Eine einfache epitheliale Zellenschichte umschliesst die Eizelle, wie verschieden deren Grösse auch in den einzelnen Abteilungen sein mag (Gegenbaur).

Bei den Amnioten kommen abgesehen von den oben erwähnten Strukturen auch noch, wie in dem Hoden, Sexualstränge (Mark- oder Segmentalstränge) vor. Es sind dies Stränge von epithelial angeordneten Zellen, welche von der Urniere her in das Stroma des Eierstockes hineinwachsen. Im Falle der späteren Auflösung der Sexualstränge in einzelne Zellenklumpen heissen die aus ihnen hervorgegangenen Zellenhaufen, welche sich vorzugsweise am Hilus des Eierstockes erhalten, Hiluszellen. Über die Rolle der Sexualstränge sind die Meinungen geteilt. Sie sollen im Eierstock die Follikelepithelien liefern, z. B. bei dem Menschen, wobei dann die Ureier von den Epithelien der Sexualstränge eingeschlossen würden. Allein dieser Auffassung stehen andere gegenüber und so ist bezüglich der Sexualstränge noch keine sichere Aufklärung zu verzeichnen. Die Sexualstränge haben in ihrem Auftreten selbst etwas Schwankendes. Bei dem Pferdeembryo, bei dem sie vorübergehend weitaus den grössten Teil des ansehnlichen Eierstockes bilden, schwinden sie später fast gänzlich. Sie sind gut entwickelt bei den Fleischfressern, beim Wiederkäuer spärlich und fehlen dem erwachsenen Schwein (Bonnet). Im Eierstock des Menschen sind ungefähr 35 000, in beiden also 70 000 Follikelanlagen angenommen worden. Diese Riesenzahl, von der nur ein so kleiner Teil verwendet wird, wird selbstverständlich, sobald, unter der Voraussetzung der Descendenz, ein Blick auf die grossen Summen reif werdender Eier geworfen wird, die relativ niedrig stehende Wirbeltiere produzieren. In der scheinbaren Überzahl von Follikelanlagen im menschlichen Ovarium liegt also noch ein Anklang an phylogenetisch überwundene, niedere Zustände.

Sexualstränge.

Der Eierstock ist das für den Sexualapparat wichtigste Organ. Er beeinflusst die Entwickelung des eigentlichen Genitalkanales. Fehlen die Eierstöcke oder sind sie rudimentär, so ist auch der Uterus verkümmert. Nicht

selten sind auch die äusseren Genitalien dabei mangelhaft organisiert. Die Störungen erstrecken sich oft noch weiter, z. B. auf die grossen Gefässstämme. Selbst Cretinismus und Idiotie sollen mit dem Fehlen der Ovarien hervortreten. Die Entwickelung der Eierstöcke ist von derjenigen des Genitalkanales unabhängig, aber nicht umgekehrt. Entfernung der Eierstöcke bedingt Atrophie des Uterus, bei Tieren experimentell erwiesen.

Pflüger, Die Eierstöcke der Säugetiere. Leipzig 1863. — Waldeyer, l. c. — Retzius, G., Hygiea. Stockholm 1889.

III. Entwickelung der Geschlechtsgänge.

Unter Geschlechtsgängen versteht man die aus dem Müllerschen Gang der Urniere entstandenen Ableitungswege der weiblichen Geschlechtsorgane:

Die Tuben oder die Eileiter,
den Uterus oder die Gebärmutter,
die Vagina oder die Scheide.

Fig. 251.
Tube, Uterus und Ovarium der rechten Seite. Anfang des 3. Monats. Nach einem frischen Präparat.

Aus dem oberen Teile der Müllerschen Gänge entstehen die Eileiter mit ihrer Bauchöffnung, Ostium abdominale. Die Eileiter nehmen anfangs einen ausserordentlichen Umfang an, wie aus der Fig. 251 zu ersehen ist. Der trichterförmige Anfang ragt senkrecht in die Höhe und schliesst mit einer zierlichen Rosette ab. Bis zum vierten Monat behält die Tube ihre ursprüngliche Richtung und gestreckte Gestalt. Von dieser Zeit an wächst sie schneller in die Länge als das breite Mutterband und legt sich in Windungen. Im sechsten und siebten Monat erhält sie eine quere Richtung.

Die Müllerschen Gänge, welche oben in der Bauchhöhle weit auseinanderliegen, nähern sich bei dem Eintritt in das kleine Becken

und werden durch eine Fortsetzung des Mesoarium mit den Wolffschen Gängen vereinigt. Dadurch entsteht auf jeder Seite der sogenannte Genitalstrang, Funiculus genitalis, Fig. 252 im Querschnitt. Jeder Genitalstrang ragt in den Beckenraum wie ein Vorsprung hinein; in der Mitte begegnen sie sich. In der Fig. 252 besteht nur noch ein kleiner Spalt zwischen ihnen. Die beiden Genitalstränge teilen schon jetzt die Beckenhöhle des Embryo in zwei Räume, in die freilich noch embryonalgeformte Excavatio recto-uterina und Excavatio utero-vesicalis. Der Uterus ist vorhanden, allerdings erst in Form zweier Müllerschen Gänge; allein tiefer im Becken beginnen die Genitalstränge der beiden Seiten in der Medianebene zu verwachsen. Es existiert dann nur ein einziger Genitalstrang (Fig. 253). Die Müllerschen

Genitalstrang.

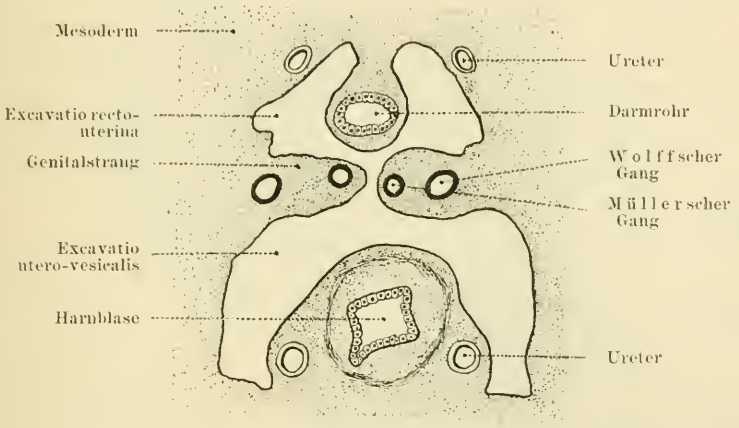


Fig. 252.

Beckenende in der Höhe der Blase mit dem Genitalstrang der linken und rechten Seite. Menschlicher Embryo von 9 Wochen. Querschnitt.

Gänge liegen nun dicht beieinander, sind schon in Verwachsung begriffen inmitten des zu einer Scheidewand gewordenen Genitalstranges, der sich zwischen Rektum und Blase befindet. Die Scheidewand ist auch hier in der Tiefe des kleinen Beckens eine Fortsetzung des Mesoarium, welches später die Wand des Uterus (die Muskeln), die Wand der Scheide (Muskeln und Bindegewebe) und überdies das Ligamentum uteri latum liefert. Das weitere Schicksal der Kanäle ist folgendes: der Wolffsche Gang (Figg. 252 und 253) wird bei dem weiblichen Geschlechte rudimentär, der Müllersche Gang vergrössert sich dagegen, nähert sich dem der anderen Seite mehr und mehr und beide verschmelzen in der Art, dass bei dem weiblichen Geschlecht eine Uterushöhle und ein Scheidenkanal aus den zwei Müllerschen Gängen hervorgeht.

Der grosse Weg, der von dieser obengeschilderten Anlage bis zu dem Uterus des reifen Weibes zurückzulegen ist, wird in der systematischen Anatomie und in der Geburtshülfe geschildert. Hier soll nur in Kürze darauf hingewiesen werden, welche Bedeutung die unscheinbaren Müllerschen Gänge schliesslich erreichen. Das erkennt man deutlich am schwangeren Uterus (Fig. 254) Er zeigt die Grössen- und Massenzunahme, welche in der Vermehrung der Muskelfasern, der Blutgefässe und des Blutes liegt. Die Vermehrung der Muskelfasern ist unerlässlich, um das Kind auszutreiben durch die Zusammenziehungen des Uterus, aber so, dass er zunächst nicht auf das Kind selbst, sondern auf das Fruchtwasser, den Liquor Amnii, drückt. Dies ist von wesentlicher Be-
Blase deutung nicht allein für die Erhaltung des Kindes, sondern namentlich für die Erweiterung des Muttermundes, indem nach einem bekannten physikalischen Gesetze der Druck in einer Flüssigkeit nach allen Richtungen sich mit gleicher Stärke fortpflanzt und deshalb die „Blase", d. h. derjenige Teil der Eihäute, der in das Orificium uteri hineingetrieben wird, viel mehr geeignet ist, das Orificium uteri zu erweitern, als irgend ein Kindsteil. Die Blase erweitert den Muttermund wie ein aus Wasser gebildeter Keil (Fig. 254). Der Kopf kann nunmehr in den Muttermund sich hineindrängen. Wenn dies geschehen ist, dann übt der Kopf mit dem nachdrängenden Körper auf den Teil des Fruchtwassers, welcher in der „Blase" wie abgeschlossen ist, einen Druck aus, der in der Regel hinreicht, den „Blasensprung" herbeizuführen. Nun ist die Öffnung des Orificium uteri externum so erweitert, dass der Kopf sich durchdrängen kann. Nachdem das Kind ausgetrieben ist, kann sich der Uterus auf einen viel kleineren Raum zusammenziehen. Damit hängt dreierlei zusammen: 1. das Auspressen des Blutes aus der Placenta foetalis. Dieses Blut geht in das Kind über und soll an 30—110 g betragen. 2. Die Loslösung der Placenta, die übrigens schon in der letzten Zeit der Schwangerschaft vorbereitet ist; 3. die Kompression der Gefässlumina, die bei der Ablösung der Placenta zerreissen. Denn obgleich hier viele Gefässe von der Dicke eines Federkieles zerreissen, so tritt doch in gewöhnlichen Fällen keine das Leben

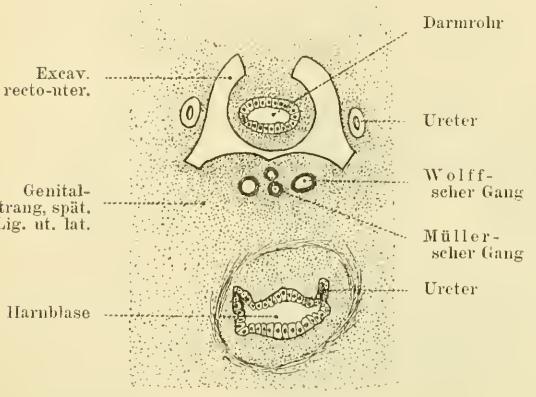


Fig. 253.
Genitalstrang. Menschlicher Embryo von 9 Wochen. Querschnitt caudal von dem vorhergehenden Schnitt.

irgendwie gefährdende Blutung ein, weil eben die Zusammenziehung des Uterus die Lumina der Gefässe verschliesst.

Bezüglich der Ausbildung des Müllerschen Ganges sei im einzelnen für den menschlichen Embryo folgendes bemerkt. Bei 17,5 mm Nackenlänge (Alter 47—51 Tage) ist der Müllersche Gang eben im Begriff, den noch kurzen Genitalstrang zu erreichen. Bei dem Embryo von 25 mm Nackenlänge (29 mm Scheitelsteisslänge, Alter $8^1/_2$—9 Wochen) ist der Geschlechtsgang ziemlich lang (Fig. 255). Die Müllerschen Gänge sind äusserlich

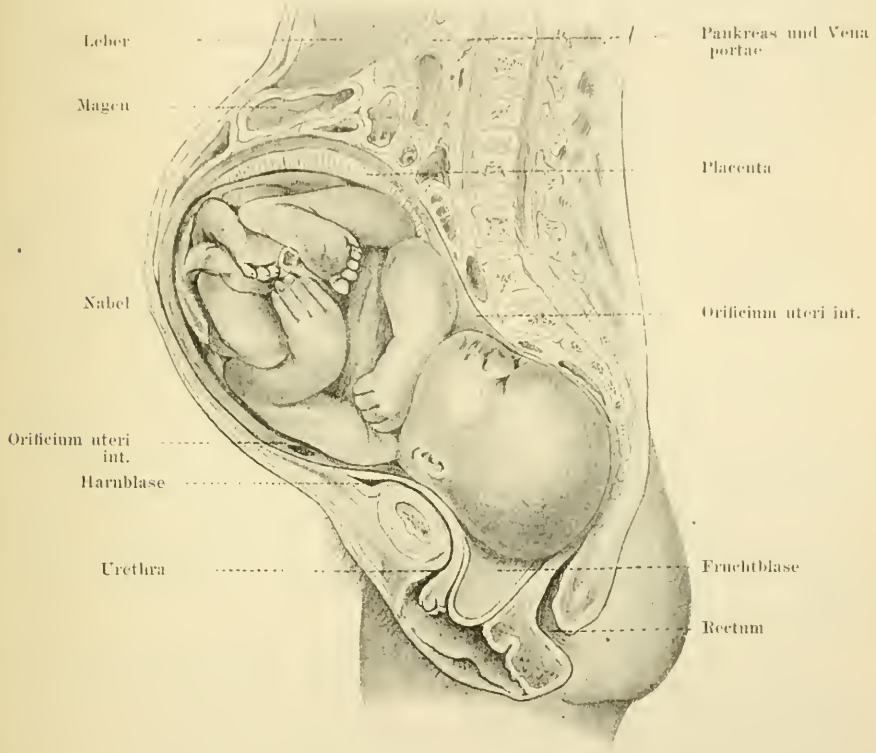


Fig. 254.

Medianschnitt durch die untere Rumpfhälfte einer hochschwangeren Frau. Kopf des Kindes schon fest im Becken stehend. Fruchtwasser noch nicht abgegangen. Die Fruchtblase apfelgross und unverletzt in der Vagina. Nach Braune.

bereits vereinigt und ziehen zum Sinus urogenitalis herab, allein sie münden dort noch nicht frei aus, sondern drängen nur die dorsale Wand des Sinus urogenitalis zu einem kräftigen Wulst, dem Müllerschen Hügel, vor. An dem Müllerschen Hügel entsteht das Hymen. Die weitere Untersuchung ergiebt ferner, dass die Müllerschen Gänge von oben nach abwärts zu dem einheitlichen Geschlechtsgang verwachsen; während sie oben schon verschmolzen sind, sind sie unten noch getrennt. Der Müllersche Gang ist noch ein enges cylindrisches Rohr und nichts deutet auf die ansehnliche Verschiedenheit des Umfanges, den einzelne Abschnitte später annehmen werden. Hymen.

Für die Umhüllung des Genitalstranges kommen, wie schon erwähnt, die Mesoarien in Betracht, zwei Falten des jugendlichen Peritonäum, die oben die Urniere und später das Ovarium an die hintere Bauchwand befestigten. Von jeder Körperhälfte des Embryo steigt diese Falte mit dem Müller- und Wolffschen Gang in das Cölom des Beckens herab, während der Ursprung der Falten an der seitlichen Beckenwand erhalten bleibt, sich mit der Zunahme der Organe vergrössert und schliesslich als Ligamentum uteri latum in der systematischen Anatomie bekannt ist. In Fig. 251 ist ein Teil des breiten Mutterbandes erhalten. Es bedeckt einen Abschnitt des Müllerschen Ganges, der später noch durch Verwachsung mit dem der anderen Seite zu dem Körper des Uterus wird. Dort, wo in der Fig. 269 der Ausgangspunkt jener Linie ist, welche das Lig. uteri latum in diesem jugendlichen Zustand bezeichnet, liegt das distale Ende der Tube und der Anfang des späteren Uterus. An dieser Stelle geht das Ligamentum uteri teres ab (Kussmaul). Diese Stelle bezeichnet zugleich bei Menschen und Tieren die Grenze, an der die Uterushörner enden und in die Tuben übergehen.

Die obere Grenze des Uterus ist schon früh, um die neunte Woche, erkennbar, mit der unteren Grenze ist dies erst später der Fall. Uterus und Scheide bilden, nach der Verwachsung der Müller'schen Gänge einen gleichmässigen Kanal, ohne jede deutliche Abgrenzung, wie sie sonst zwischen diesen beiden Organen bei der reifen Frau besteht. Im vierten Monat beginnt die Grenzlinie bemerkbar zu werden. Um die 15., deutlicher um die 16. Woche, ist in der Umgebung der Vaginalportion ein vorderes Gewölbe vorhanden. An der Stelle des Orificium externum entsteht ein leicht ringförmiger Wulst, der sich beim reifen Kinde zur Vaginalportion gestaltet. Die Wandungen des Uterus beginnen, vom Cervix an aufwärts, sich zu verdicken, wobei der Cervix etwa $^2/_3$ des ganzen Organs ausmacht und viel dicker ist, als der Körper und der Fundus. Die Falten des Arbor vitae werden am Ende des vierten Monates angelegt[1]).

Die Scheide selbst ist verhältnismässig weit; ihre Wände sind im fünften Monat so stark wie jene des Uterus. Ihre Ausdehnung ist an dem geschichteten Pflasterepithel erkennbar. In der Nähe des Sinus urogenitalis (Vestibulum) füllen die Pflasterzellen die Scheide völlig aus (Fig. 255) und bisweilen verkleben die Wände. Selbst bei dem neugeborenen Mädchen steckt noch ein Epithelpfropf in der Scheide (Tourneux). Sie mündet hoch oben in dem Sinus urogenitalis.

Vestibulum.

Das Hymen entsteht an derjenigen Stelle, an der die Müllerschen Gänge die hintere Wand des Sinus urogenitalis durchbohren. Sie drängen dort die Wand in Form des Müllerschen Hügels hervor. Dieser sitzt aber nicht nahe dem Ausgang, wie man von den Zuständen bei dem reifen Weibe erwarten sollte, sondern sehr hoch oben, denn der Sinus urogenitalis ist bei dem Embryo von neun Wochen noch sehr

[1]) Litteratur über fötale Entwickelung des Uterus bei Roesger, Festschrift zum 50jähr. Stiftungsfest der Gesellsch. f. Geburtsh. und Gynäk. zu Berlin. 1894.

lang (Fig. 269). Zu diesem vom Müllerschen Hügel gebildeten Wulst kommt hinzu, dass schliesslich die ganze Mündung der Scheide in den Sinus urogenitalis von allen Seiten vorspringen kann und so das Hymen hervorbringt, das in der Vorstellung aller Völker eine so bedeutende Rolle spielt. Viele Varianten des Hymen sind beobachtet.

Die wichtigen Veränderungen, welche die Müllerschen Gänge bei weiblichen Säugetieren durchmachen, wechseln sehr bedeutend, aber immer wird ein Abschnitt zum Eileiter, aus dem folgenden entsteht ein Schlauch mit dicker, fleischiger Wand, in welchem sich das befruchtete Ei entwickelt (Fruchthälter oder Gebärmutter) und aus dem Ende der Müllerschen Gänge geht ein kürzerer oder längerer Gang hervor, der die Frucht nach aussen leitet und gleichzeitig als Begattungsorgan funktioniert, die Scheide.

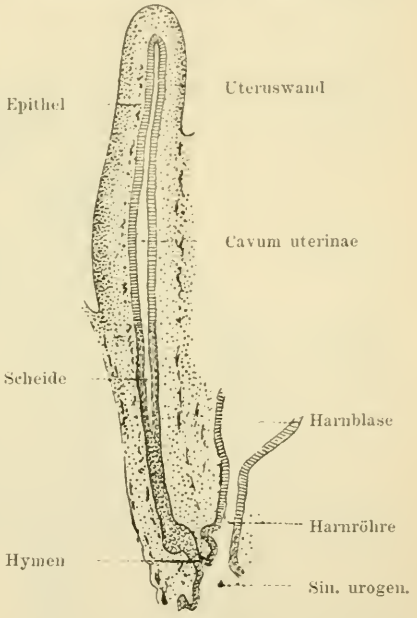


Fig. 255.

Menschlicher Fötus von 10 cm Länge. Längsschnitt durch den Geschlechtsstrang. Nach Tourneux.

Bei den niedersten Säugetieren der Gegenwart, den Schnabeltieren, entstehen aus den zwei Müllerschen Gängen zwei Uteri, d. h. die Müllerschen Gänge entwickeln sich zu je einer Tube und zu je einem Uterus, sie verwachsen also niemals, sondern münden völlig getrennt in die Kloake. Bei den Beuteltieren tritt schon eine Verbindung der beiderseitigen Müllerschen Gänge ein und bei den Placentaliern verschmelzen dieselben. Je höher die Organisationsstufe, desto weiter schreitet die Verschmelzung zu einem einzigen Organe fort. Während bei vielen Nagetieren (z. B. Hasen und Eichhörnchen) noch zwei getrennte Uteri in die einfache Scheide einmünden (Uterus duplex), kommt es bei Schweinen und Fleischfressern schon zur Verschmelzung der unteren Hälften der beiden Uteri (Uterus divisus). Geht die Verschmelzung weiter, so kommt es zur Bildung einer einfachen Uterushöhle, von der zwei gebogene Fortsätze gegen die Eileiter hinaufstreben (Uterus bicornis des Pferdes und der Wiederkäuer). Bei den Fledermäusen und den Halbaffen werden die „Hörner“ schon sehr kurz, während sich das gemeinsame untere Stück verlängert. Bei den Affen, endlich verschmelzen wie bei dem Menschen die beiden Müllerschen Gänge in ihrem mittleren Abschnitt vollständig, so dass nur eine einfache birnförmige Uterushöhle existiert, in welche jederseits der Eileiter einmündet. Dieser einfache Uterus ist ein spätes Bildungsprodukt, welches ausschliesslich den Primaten zukommt.

Uterus duplex.

Die Entwickelung des einfachen Uterus und der einfachen Scheide des Weibes aus den zwei Müllerschen Gängen führt zu Missbildungen, sobald die Verwachsung nicht regelmässig stattfindet. Den geringsten Grad der Abweichung bildet der Uterus bicornis, der sich aus der Zeit des Fötallebens (Fig. 256) erhalten und weiterbilden kann. Bedeutender ist die Abweichung, wenn

Uterus bicornis.

die Müllerschen Gänge im Bereich des späteren Uterus ebenfalls getrennt bleiben, dann entsteht der Uterus duplex. Bleibt die Verwachsung auch des letzten Abschnittes aus, dann ist auch die Scheide doppelt, was als Uterus duplex cum vagina duplici bezeichnet wird. Je vollständiger die Duplizität sich bei dem Menschen ausprägt, desto niederer ist der Zustand, an den erinnert wird, denn es wiederholen sich Einrichtungen, die im Bereich der Säugetiere normale Befunde vorstellen. Vollständiger Mangel der Ovarien des Uterus und des oberen Teiles der Scheide ist intra vitam beobachtet (Fehling). In diesem Falle wäre also die Anlage der Müllerschen Gänge oben ganz unterblieben und nur im letzten Abschnitt erfolgt.

Kussmaul, A., Von dem Mangel, der Verkümmerung und Verdoppelung der Gebärmutter. Würzburg 1859.

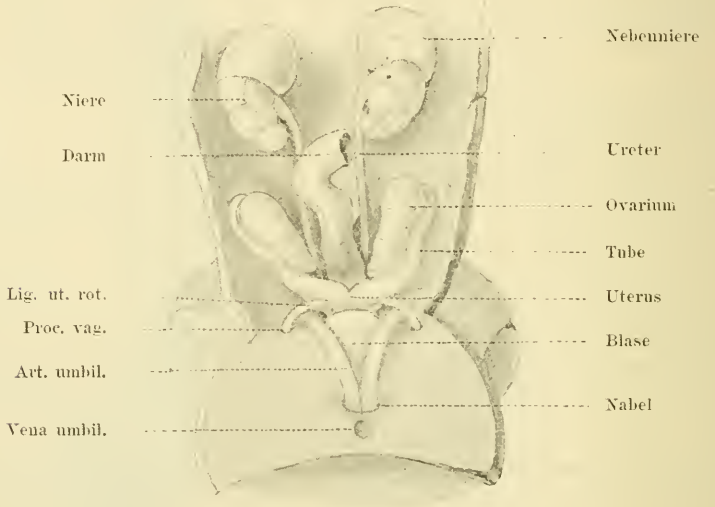


Fig. 256.
Uterus auf der Stufe eines Uterus bicornis. Menschlicher Fötus, 7½ cm lang. Nat. Gr.

Rudimentäre Organe, welche von der Urniere abstammen, bei dem Weibe.

1. Reste des Wolffschen Ganges. Während der Ausbildung des Müllerschen Ganges wird der Wolffsche Gang rudimentär; oft bleiben proximales und distales Ende erhalten, bisweilen schwindet er vollkommen. Bei menschlichen Föten weiblichen Geschlechtes ist er noch als ein unscheinbares Gebilde ungefähr in jedem dritten Fall, mit oder ohne Epithel, zur Seite der Gebärmutter nachzuweisen (Fig. 257, wo er auf der einen Seite erhalten ist). Bei dem Weibe bleibt in der Regel der Endabschnitt am Hals der Gebärmutter übrig, aber nur noch auf Querschnitten nachweisbar. Bei Huftieren, namentlich bei dem Schwein, bleibt der rudimentäre Wolffsche Gang besonders gut erhalten, oft auf beiden Seiten. In solchem Fall spricht man von diesen Rudimenten als von den Gartnerschen Kanälen; ihr Epithel besteht aus Cylinderzellen, 16 μ hoch und wird von einer Bindegewebslage und einer Muskelschichte umgeben. Im oberen Abschnitt entspricht der Gang

Gartnersche Kanäle

dem Vas deferens, im Bereich des Cervix, wo die Ausbuchtungen sich finden, der Ampulle und den Samenbläschen, in seinem Verlauf durch die Vaginalwand dem Ductus ejaculatorius. Im unteren Teil der Vagina ist der Gang nie nachgewiesen worden.

Fig. 257.

Genitalstrang. Querschnitt durch den Uterus. 1/2 nat. Gr. 10,5 cm Scheitel-Steisslänge. Nach Tourneux.

2. Das Parovarium (Epoophoron, Rosenmüllersches Organ), der Nebeneierstock, geht aus dem Kopfteil der Urniere hervor. Es liegt im breiten Mutterband zwischen Eierstock und Tube und besteht bei dem Fötus von 9 cm noch aus einem Stück des entsprechenden Wolffschen Ganges und 10—15 quer verlaufenden Kanälchen. Sie sind anfangs gestreckt, später beschreiben sie Windungen und wiederholen so in etwas wenigstens die Windungen der Coni vasculosi im Nebenhoden des Mannes. Aus der Entwickelung des Nebeneierstockes geht hervor (Fig. 258), dass Nebenhoden und Nebeneierstock homologe, d. h. aus gleicher embryologischer Anlage entstandene Bildungen sind. Bei neugeborenen Fleischfressern und Wiederkäuern sind die Nebeneierstöcke mit blossem Auge leicht zu sehen. Bei dem reifen Weibe sind sie schwerer aufzufinden. Namentlich ist der Rest des Wolffschen Ganges, der beim Fötus vorhanden war, in der Regel nicht mehr nachzuweisen.

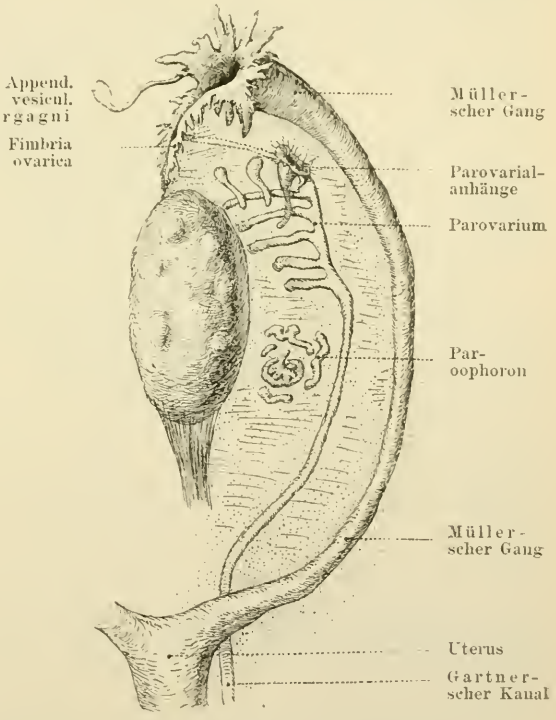


Fig. 258.

Umänderung der Nebenniere in den Nebeneierstock. Verhalten des Wolffschen und Müllerschen Ganges bei dem weiblichen Embryo. Schematisch.

3. Parovarialanhänge (tubaartige Anhänge), sind über die Ebene des Lig. latum sich erhebende Anhänge. Sie kommen meist auf dem vorderen Blatt des Ligamentum latum, über dem in der Tiefe liegenden Parovarium vor, bis fünf an der Zahl, bei Kindern klein, bei Erwachsenen 1,5—2,5 cm lang. Es giebt trichterförmige Anhänge, gestielt, die Öffnung gegen die Leibeshöhle gerichtet, mit Wimperepithel versehen (Fig. 258). Es kommen auch zwei Trichter auf einem Stiele

vor; cystische Anhänge in Bezug auf Sitz, Grösse, Stielbildung mit den trichterförmigen Anhängen indentisch, aber an der Stelle des Trichters ist die Cyste vorhanden, die konstant mit Flimmerepithel ausgekleidet ist; fransenförmige Anhänge, allgemeiner Bau wie die vorigen, am freien Ende findet sich aber eine ausgezackte Anschwellung, ebenfalls mit Flimmerepithel überzogen (Roth, l. s. c.). Alle diese Anhänge zeigen eine auffallende Übereinstimmung mit den bei dem Nebenhoden erwähnten trichterförmigen Anhängen und gestielten Hydatiden. Die Anhänge des Nebeneierstockes sind bei dem Mangel sonstiger irritativer Wucherungen für Embryonalreste typischer Art aufzufassen. Sie und jene des Nebenhodens sind gleich beschaffene Bildungen, welche eine gemeinsame embryonale Anlage vermuten lassen. Sie sind wahrscheinlich, wie die Urniere, ein altes Erbe, Residuen multipler, segmentaler Verbindungen zwischen Urniere und Cölom.

4. Paroophoron stellt einen gelblichen Körper dar, der bei dem weiblichen Fötus distal von dem Parovarium liegt (Fig. 258) und aus dem kaudalen Abschnitt der Urniere hervorgeht. Dieses rudimentäre Gebilde besteht aus kleinen, gewundenen flimmernden Kanälen und einzelnen in der Rückbildung begriffenen Gefässknäueln (Waldeyer). Die Identität der Parepididymis mit dem Paroophoron im Bau der Kanälchen und im Vorhandensein von Malpighischen Körperchen gestattet die beiden Bildungen als homologe Rudimente anzusehen.

5. Der Tubo-parovarialkanal ist selten, er wird durch Entfernung des vorderen Blattes des Ligamentum latum freigelegt und stellt einen unter rechtem Winkel von dem Parovarium abgehenden rudimentären Kanal dar, der Flimmerepithel besitzt und in dem Endteil der Tube oder häufiger auf der Fimbria ovarica ausmündet. Das Kanälchen stellt somit eine direkte Kommunikation zwischen Parovarium und Cavum peritonaei her (Fig. 258).

Die Deutung dieses Tubo-parovarialkanales wird dadurch erschwert, dass ein ähnlicher Kanal, unter rechtem Winkel verlaufend, vorkommt, der sich aber nicht auf der Fimbria ovarica öffnet. Er kann als ein Rest des Wolffschen Ganges gelten, was für den ersterwähnten Kanal noch nicht feststeht. — An dem Trichter des Eileiters, durch einen längeren oder kürzeren Stiel mit ihm verbunden, sitzt oft ein cystisches Bläschen, eine Morgagnische Hydatide (Fig. 258); ihre wahre Natur ist noch nicht aufgeklärt; es fragt sich, ob sie von den Urnierenkanälchen abstammt oder ob das vordere Ende des Müllerschen Ganges in Betracht kommt, das weit nach vorn reicht. Auch bei seiner Rückbildung würde eine solche Hydatide entstehen können, während andererseits die bleibende Tubenöffnung neu entstehen müsste.

Die Aufmerksamkeit wurde zuerst durch J. B. Morgagni auf diese rudimentären Gebilde gelenkt (1762), J. Chr. Rosenmüller (1802), G. L. Kobelt (1847). Hierher gehören die Arbeiten von Waldeyer (l. s. c.) und M. Roth, wo auch ausführliche Litteraturverzeichnisse zu finden sind.

a) Der Sinus urogenitalis, die Harnblase und die äusseren Geschlechtsorgane.

Sinus urogenitalis wird derjenige Abschnitt des Harngeschlechtsapparates genannt, der die Urethra, die Wolffschen und die Müllerschen Gänge aufnimmt. Bei den Embryonen von 29 mm Nackensteisslänge beiderlei Geschlechtes stellt er eine Röhre dar, welche erst nach einer Reihe von Umwandlungen die definitive Form erreicht. Nur bei

dem Weibe ist die Bezeichnung Sinus zutreffend, bei dem Manne passt, streng genommen, nur die Bezeichnung Canalis urogenitalis.

Die Entwickelung des Sinus urogenitalis erfolgt durch Umbildung der Kloake und des Caudaldarms. Menschliche Embryonen von 4—6 mm besitzen den schon (S. 216) erwähnten Kaudaldarm, der sich verjüngend in den Wirbelschwanz hineinerstreckt. Man unterscheidet an ihm die ventrale, gekrümmte Fläche, die ihr gegenüberliegende dorsale, die Spitze, welche in die Wirbelschwanzspitze ausläuft und den weiten Anfang des Schwanzdarms, von dem ventral der Allantoisgang ausgeht und in den dorsal der Enddarm mündet (Fig. 259). Bei den menschlichen Embryonen von 32—33 Tagen ist die Spitze des Schwanzdarms bereits rudimentär geworden und es ist nur ein kurzer

Fig. 259.

Hinteres Körperende eines menschlichen Embryo von 5 mm Länge, 25 mal vergr., mit Enddarm und dem Kaudaldarm auf der Höhe seiner Entwickelung. Rekonstruktion. Nach His.

Sack übrig geblieben, in welchen der Enddarm und der Allantoisgang münden. Zwischen beiden besteht also vermittelst der Kloake ein kontinuierlicher Zusammenhang. Vom Enddarm könnte Flüssigkeit in den Allantoisgang und umgekehrt gelangen, denn die Kloake ist noch peripher geschlossen durch die Kloakenmembran, welche aus Ekto- und Entoderm besteht. Diese Entwickelungsstufe (Fig. 260) ist der Ausgangspunkt für die weitere Darstellung des Sachverhaltes. Kloakenmembran.

Der Allantoisgang zeigt bei Embryonen von 11.5 mm in der Nähe der Kloake eine Erweiterung, welche namentlich dorsal beträchtlich ist. Der Wolffsche Gang und der noch mit ihm verbundene Ureter (in seiner embryonalen Form als Nierenkanal bezeichnet) münden dort. Damit ist das Gebiet der Harnblase von demjenigen des Sinus uro-

genitalis auf dieser Entwickelungsstufe abgegrenzt. Der ventrale Teil der Kloake unterhalb der Einmündungsstelle der beiden genannten Gänge wird nämlich zum Aufbau des Sinus uro-genitalis verwendet, die Fortsetzung kranialwärts wird zur Harnblase. Noch liegen die Organisationsverhältnisse aber fremdartig im Vergleich zu dem Verhalten bei dem Erwachsenen. Durch das Wachstum des Beckenendes in seinen verschiedenen Teilen steigert sich jetzt die Entfernung von der Kloakenmembran zum Nabel sowie jene von dem Sinus urogenitalis bis zum Enddarm. Der Sinus urogenitalis bekommt dadurch die Form eines Schlauches, der sich von der Eintrittsstelle des Wolffschen Ganges bis

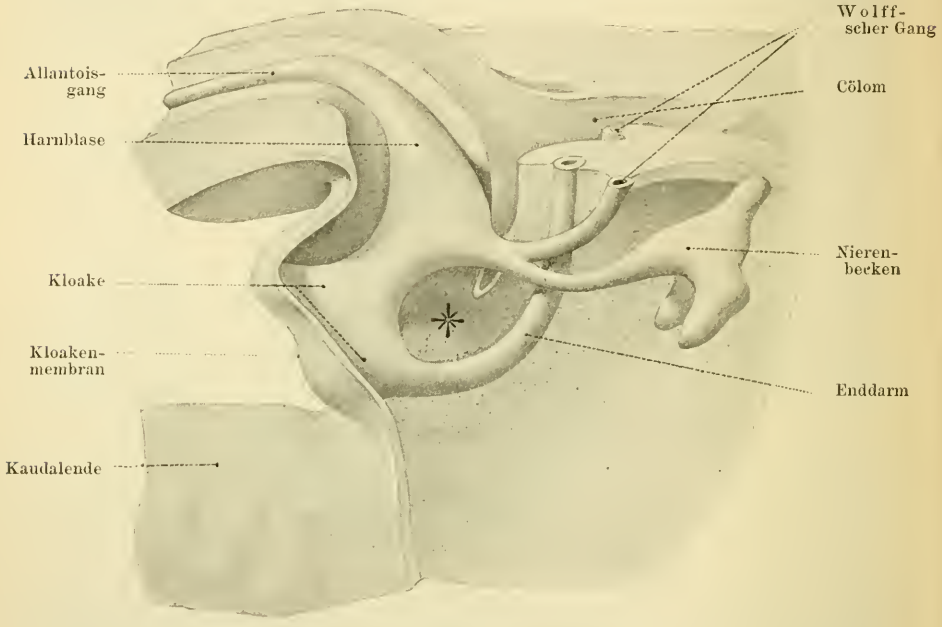


Fig. 260.
Beckenende. Menschlicher Embryo von 11,5 mm Länge. 40 mal vergr. (4 1/2 Wochen.) Nach Keibel. * Septum uro-rectale.

zur Kloakenmembran erstreckt (Fig. 261). Die Vorgänge ergeben schliesslich folgendes: die Kloake (Fig. 262 *A*) wird durch eine einspringende Epithelfalte allmählich in eine ventrale und eine dorsale Röhre geteilt. Diese Epithelfalte tritt bei dem menschlichen Embryo von 6,5 mm Nackensteisslänge auf und zwar zuerst kranial, um kaudalwärts fortzuschreiten. Die Epithelfalten (Fig. 262 *B*) vereinigen sich schliesslich zu einer Scheidewand, wodurch Rektum und Sinus urogenitalis zunächst durch Epithelien getrennt sind. In die Epithelfalten (sie sind doppelt — links und rechts) drängt sich mesodermales Gewebe. Hat sich auch dieses in der Mitte vereinigt (Fig. 262 *C*), so ist die Trennung der Kloake vollzogen: dorsal befindet sich das Rektum, ventral der Sinus urogenitalis,

Septum uro-rectale.

dessen Eingang durch Epithel verklebt ist. Das Mesoderm, welches die Trennung der beiden Kanäle endgültig herbeiführte, stellt das Septum uro-rectale dar. Mit diesem Septum uro-rectale, das gegen den späteren Damm herabsteigt, wird auch die epitheliale Scheidewand (Fig. 262 *B*) schliesslich bis zur Kloakenmembran herabgelangen müssen. Auf solche Weise wird diese Membran in zwei Abteilungen getrennt. Die eine verschliesst die Urogenitalspalte und kann Urogenitalmembran heissen, die andere verschliesst das Rektum als Analmembran. Die

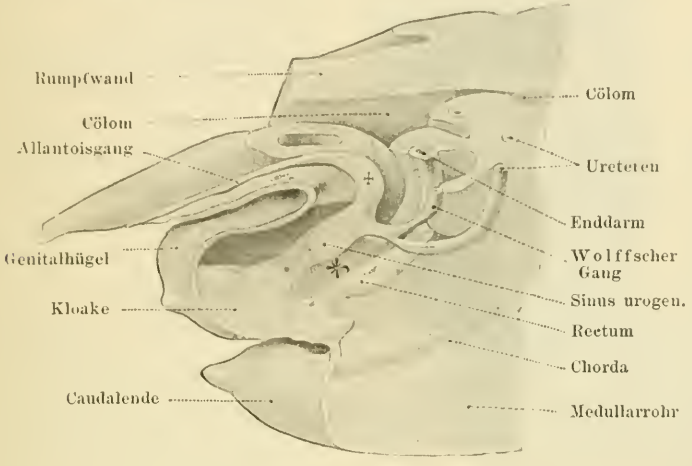


Fig. 261.

Beckenende. Menschlicher Embryo von 14 mm Länge. (5 Wochen.) 20 mal vergr. Nach Keibel. † Harnblase, * Septum uro-rectale.

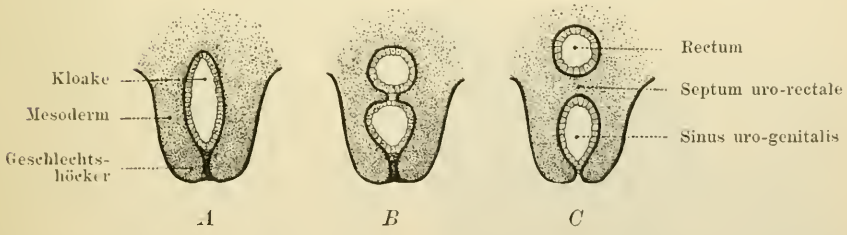


Fig. 262.

Trennung der Kloake in Rectum und Sinus uro-genitalis bei menschlichen Embryonen. *A* bei 3 mm Länge, *B* bei 6,5 mm Länge, *C* bei 17 mm Länge. Querschnitte. Schematisch.

Urogenitalmembran bricht zuerst nach aussen durch, die Analmembran bleibt noch einige Zeit erhalten. Die weiteren Schicksale des Sinus urogenitalis hängen von der Entwickelung der äusseren Geschlechtsorgane ab.

Die Entwickelung der äusseren Geschlechtsorgane beginnt bei menschlichen Embryonen von 11.5 mm bemerkbar zu werden. Am vorderen Ende der Einsenkung, welche die Kloakenmembran

besitzt, erhebt sich ein kleiner Hügel, der Geschlechtshöcker, der sich bald beträchtlich vergrössert und bei 17 mm langen Embryonen (Scheitelsteisslänge) wie ein Berg zwischen den Extremitäten emporragt (Fig. 263). Auf dem Scheitel verläuft (longitudinal) die Kloaken-Membran. Erst nach ihrer Zerstörung wird der Eingang in die Kloake frei. Der Geschlechtshöcker gliedert sich nun bald in einzelne Teile: Am kranialen Ende der Kloakenspalte erhebt sich ein knopfförmiger Vorsprung, der sich später je nach dem Geschlecht als Clitoris oder als Glans penis ausbildet (Fig. 265). In den folgenden Entwickelungsstufen wird er von beträchtlicher Länge, hakenartig gebogen und überragt weit die Umgebung (vergl. die Figg. 264—266). Später bleibt die Clitoris im Wachstum zurück und liegt zwischen den grossen Schamlippen verborgen.

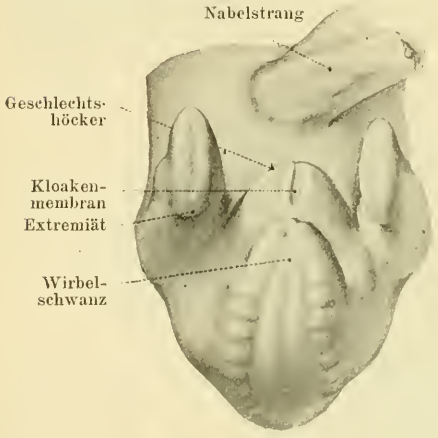


Fig. 263.
Menschlicher Embryo von 17 mm Länge.

Auf dem Geschlechtshöcker tauchen ferner, die Kloakenspalte begrenzend, zwei Falten auf, welche Genitalfalten heissen (Figg. 264 bis 266). Sie verdienen in der ersten Zeit eher den Namen Wülste, denn sie sind Erhebungen, welche gegen die Basis des Geschlechtshöckers durch eine seichte Furche abgegrenzt sind. Die Genitalfalten stellen die jetzt vergrösserten Ränder der Kloake dar (Figg. 263 und 265 von Embryonen von 23 und 29 mm Scheitelsteisslänge). Die Genitalfalten werden 1. zu dem Präputium clitoridis oder Penis, 2. zu den Corpora cavernosa der Urethra, 3. zu den kleinen Schamlippen. Dabei werden sie schmal und lang (Figg. 265—267). Mit diesen Veränderungen ist der unterdessen entstandene Sinus urogenitalis näher an die Oberfläche gelangt, indem die Genitalfalten in ihrem Wachstum nicht gleichen Schritt mit ihm hielten. Es kommt dazu, dass mit dem Wachstum des Genitalhöckers die Mündung des Sinus urogenitalis, die sich auf seine untere Fläche erstreckt, zu

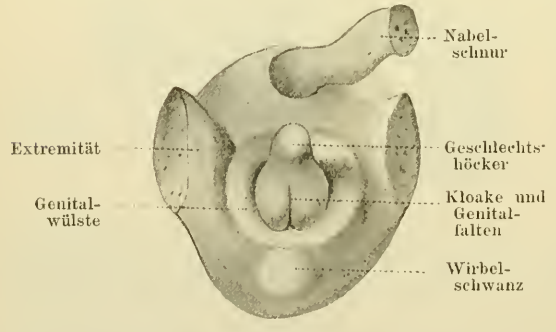


Fig. 264.
Menschlicher Embryo von 23 mm Länge.

einer äusserlich sichtbaren Spalte erweitert wird (Figg. 264—267). Die Genitalfalten liegen bei den Föten nach längerer Zeit frei zu Tage (Figg. 265—267). Bei 7 cm langen Föten haben sie ihre grösste Ausdehnung erreicht, dann bilden sie sich mehr zurück, bis sie beim Neugeborenen und Erwachsenen in die Tiefe der Schamspalte verborgen liegen als „kleine Schamlippen" (Labia minora).

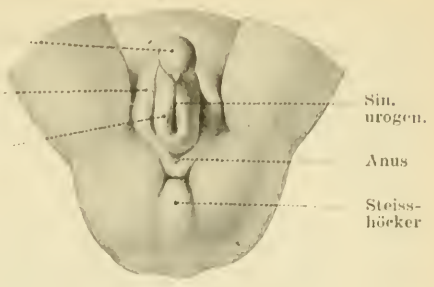


Fig. 265.

Menschlicher Embryo von 29 mm Länge. Nach Keibel.

Ist die Bedeutung der Genitalfalten für die äusseren weiblichen Genitalien schon eine sehr ansehnliche, so steigert sich dieselbe noch bei dem männlichen Geschlecht. Durch starkes Längenwachstum gestaltet sich der Genitalhöcker zum männlichen Glied (Penis). Wie die Clitoris besitzt auch der Penis eine knopfartige Anschwellung, die Eichel (Glans), welche von einer Fortsetzung der Genitalfalten an der Corona glandis umfasst wird (Fig. 265). Mit dem Längenwachstum des Penis verlängert sich aber auch der Sinus urogenitalis und vertieft sich gleichzeitig, wobei sich die Genitalfalten schon im vierten Monat mit ihren Rändern aneinander legen und verschmelzen, bis auf eine kleine an der Eichel übrig bleibende Öffnung.

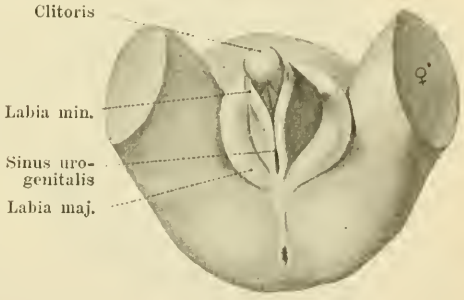


Fig. 266.

Weiblicher Fötus von 7 cm Länge, 11. Woche. 3,5 mal vergr.

Die Ränder des Canalis urogenitalis, die früheren Genitalfalten, stellen also einen ansehnlichen Abschnitt der Röhre her, welche Harn und Samen ableitet, wobei auch das Corpus cavernosum urethrae in seinem mittleren und hinteren Abschnitt aus ihnen entsteht.

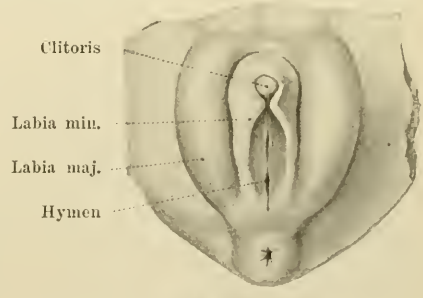


Fig. 267.

Weiblicher Fötus, 15 cm Länge, 16. Woche. 3 mal vergr.

In der Furche zwischen Hymen und Nymphen befinden sich beim neugeborenen Mädchen Schleimdrüsen. Sie sind zahlreich an den kleinen Schamlippen, die ganze Peripherie des Scheideneinganges ist von einem Drüsenkranz umgeben; auch in der Fossa

navicularis, dicht am Hymen, sind sie zu finden, als einfache oder verzweigte Gangsysteme von 0,3—0,7 mm Länge (V. Müller, l. i. c.).

Die Vorhaut (Präputium) umgreift die Corona glandis. Der Kopf der Eichel wie der Clitoris bleibt lange Zeit frei (Fig. 266). Erst bei männlichen Föten von $4^1/_2$ cm wächst die Vorhaut stärker in die Höhe, reicht bis über die Hälfte der Glans und bedeckt sie schliesslich. Das innere Vorhautblatt ist durch Epithelwucherung mit dem Vorhautüberzug der Eichel verklebt und unverschiebbar. Diese Verbindung löst sich innerhalb des ersten Lebensjahres. Innerhalb der ersten sechs Monate sind noch 73% der Knaben mit dieser Verklebung behaftet; im dritten Jahre noch 18%. — Fehlen der Vorhaut kommt bei neugeborenen Knaben aller Rassen vor und ist als Hemmungsbildung aufzufassen. — Penis wie Clitoris sind (Figg. 265 u. 266) an der unteren Fläche, während der ersten Entwickelungsperiode gespalten. Bleibt dieser Zu-
Hypospadie. stand permanent, so geht daraus eine Deformität hervor, die Hypospadie. Die Urogenitalöffnung liegt dann auf einer der Wegstrecken, die sie normal zu durchlaufen hat. — Die Entstehung des Orificium urethrae vom Sinus urogenitalis aus ist bestritten. Es wird statt dessen eine unabhängige durch Einwachsen eines Ektodermpropfens hergestellte Öffnung vermutet. — Auf der Spitze der Glans entwickelt sich für kurze Zeit ein Epithelwulst. — Diphallus heisst das Vorkommen zweier Penis, eines oberhalb des andern. Auch Urethra duplex ist bei dem Mann beobachtet worden.

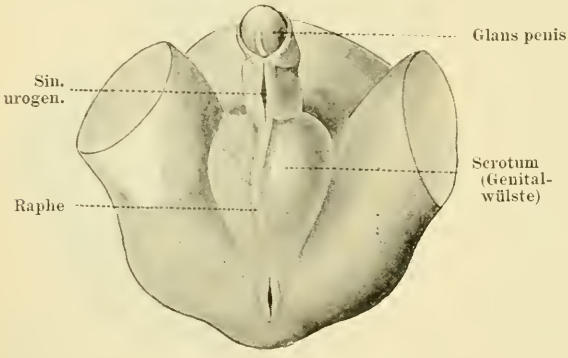


Fig. 268.
Männlicher Fötus, $4^1/_2$ cm lang, 10. Woche.

Hodensack und Schamlippen gehen aus der Basis des Genitalhöckers hervor (Fig. 263). Bei Embryonen von 20 mm setzt der Genitalhöcker sich durch eine Rinne von den inneren Schenkelflächen ab. Die halbkreisförmig gebogenen Wülste heissen die Genitalwülste. Sie erheben sich mehr und mehr und wachsen mit den medialen Rändern einander entgegen. Beim weiblichen Fötus werden sie zu den grossen Schamlippen (Labia majora) umgewandelt (Figg. 266—267); der Sinus urogenitalis bleibt selbst nach ihrer völligen Entwickelung von geringer Tiefe bei dem Mädchen, er bildet den Scheidenvorhof (Vestibulum vaginae), in dessen Grunde kaudalwärts die Öffnung der Scheide liegt, kranialwärts diejenigen der weiblichen Harnröhre (Fig. 267).

Bei dem Mann wird dagegen aus den beiden Genitalwülsten der Hodensack (Scrotum). Wie bei dem weiblichen Fötus, so nähern sich die medialen Ränder auch bei dem männlichen, verwachsen und zwar von hinten nach vorn. Die Verwachsungslinie wird durch eine

Naht (Hodensacknaht) bezeichnet (Fig. 268), die sich nach rückwärts in die Dammnaht fortsetzt, nach vorne aber in jene Naht einmündet, welche durch den Verschluss der Urogenitalspalte entsteht. Diese dauernde Verbindung zweier weit entfernter Hautfalten gehört zu den Erscheinungen der Konkrescenz. Findet sie nicht statt, so entstehen Hemmungsbildungen am Hodensack, grössere Spalten, welche die Entscheidung des Geschlechtes bei Neugeborenen oft sehr erschweren (Pseudohermaphroditismus).

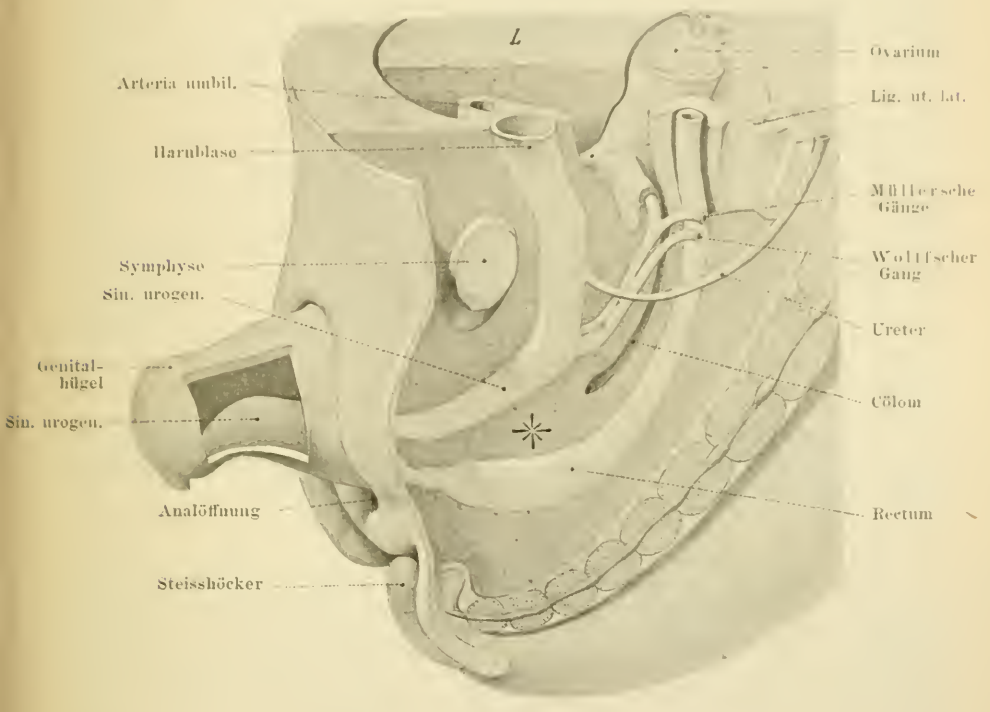


Fig. 269.

Beckenabschnitt des exkretorischen Apparates. Menschlicher Embryo von 25 mm Nackenlänge, $8\frac{1}{2}$—9 Wochen alt. 20 mal vergr. Nach Keibel.

L Leber, ✳ Septum uro-rectale.

Entstehung des Dammes. Die Kloake wird, wie schon oben erwähnt wurde, durch eine longitudinal verlaufende Scheidewand in eine ventrale Abteilung, den Sinus urogenitalis, und eine dorsale, das Rektum, geteilt, diese Scheidewand ist paarig; sie tritt an den inneren Flächen des embryonalen Beckens auf und steigt den Müllerschen und Wolffschen Gängen entlang herab (Figg. 260, 261, 262 und 291 *). Die links- und rechtsseitigen Wülste, Teile des Mesoarium, nähern sich, verwachsen miteinander, und damit ist der sogenannte primitive Damm, d. h. der innere Abschnitt des eigentlichen Dammes Damm.

hergestellt. Der Prozess beginnt an dem oberen Ende der Kloake und schreitet kaudalwärts fort, um endlich eine vollständige Scheidewand des Septum urorectale[1]) zwischen Darm und Sinus urogenitalis herzustellen. Dieses Septum urorectale ist auf der Mitte seines Weges auf der Fig. 261 von einem menschlichen Embryo von 14 mm. Alter 36—37 Tage bei * dargestellt. In Fig. 269, menschlicher Embryo von 9 Wochen (25 mm Nackenlänge) hat das Septum urorectale die Kloakenmembran erreicht, aber der definitive Damm, der zwischen Rektum und Sinus urogenitalis sich ausbreitet, ist damit noch nicht hergestellt. Noch besteht eine fortlaufende flache Rinne, welche von der Schwanzwurzel bis an die untere Fläche des Geschlechtshöckers zieht. Das Perineum entsteht durch vermehrtes Wachstum des mesodermalen Gewebes in der Umgebung der Analöffnung. Das vermehrte Wachstum beginnt zunächst hinter dem Anus. Später greift es nach den Seiten (Fig. 265) über nach vorne, dann endlich auch auf das in der Tiefe liegende Septum urorectale. Indem sich diese Mesodermmassen vermehren, wird das Perineum immer breiter. Die allmähliche Entwickelung des Dammes ist auf den Figg. 266—268 zu verfolgen. In Fig. 264 fehlt derselbe noch. In Fig. 269 ist das Septum urorectale mit dem umgebenden Mesoderm zu einem erst schmalen Damm verbunden, der sich in den folgenden Wochen vergrössert (Figg. 266 bis 268).

Dass das Perineum eine paarige Bildung sei und das die Analgrube umschliessende Mesoderm von beiden Körperseiten her nach der Stelle der späteren Raphe hineinwachse, ist von mehreren Beobachtern angegeben.

Entwickelung der Analöffnung.

Proktodäum.

Die Analöffnung ist bei ihrem ersten Erscheinen an von einer Membran verschlossen, welche aus den beiden Grenzblättern besteht: einer Lage von Ektoderm- und einer Lage von Entodermzellen, die sich berühren. Diese Membran hat denselben Bau wie die Kloakenmembran, denn sie ist ein kleiner abgegrenzter Teil derselben. Die Ränder der erst flach liegenden Analgrube erheben sich nach und nach, durch Wachstum des umgebenden Mesoderm (vergl. die Entwickelung des Perineum oben). Dadurch wird die Analgrube tiefer. Mit ihr sinkt auch die Analmembran in die Tiefe. Diese nunmehr entstandene Grube wird nur von Ektoderm ausgekleidet. Sie heisst Proktodäum (Lankester). Die Analöffnung hat also eine besondere, von dem Darmende verschiedene Entwickelung. Damit der After durchgängig werde, muss die Analmembran zerreissen.

Im Verlauf der weiteren Entwickelung der Genitalien entstehen accessorische Drüsen. Bei dem weiblichen Geschlecht entstehen die Bartholinischen, bei dem männlichen die Cowperschen Drüsen. Sie gehen bei beiden

[1]) Synonyma: Perinealfalten, Dammfalten.

Geschlechtern aus paarigen Ausstülpungen des unteren Teiles des Sinus urogenitalis hervor. Die Bartholinischen Drüsen treten bei Embryonen, deren Länge zwischen 4—6 cm (60—70 Tage) schwankt, als eine solide knospenartige Anlage auf. Das Epithel des peripheren Endes wuchert weiter und bildet solide Zapfen. Sehr früh treten auch Verzweigungen der Drüse auf, dann werden die Drüsenkanäle hohl. Das Epithel ist in den hohlen Drüsengängen dem Epithel des Sinus urogenitalis vollkommen ähnlich: ein zweischichtiges, kubisches Zellenlager. Zwischen den einzelnen Zweigen der Drüse findet sich Mesoderm.

Die Cowperschen Drüsen sind bei Embryonen von $6^3/_4$ cm als kurze Schläuche mit soliden Endstücken gesehen worden. Länge der linken Drüse 300 μ, der rechten 100 μ. In den letzten Drüsengängen findet sich ein einschichtiges kubisches Epithel, in den weiteren Ausführungsgängen ist das Epithel zweischichtig cylindrisch.

Die Prostata oder Vorsteherdrüse beginnt im dritten Monat an dem Sinus urogenitalis aufzutreten. Seine Wandungen verdicken sich, erhalten glattes Muskelgewebe und stellen einen ringförmigen Wulst dar, in den Epithelzapfen eindringen. Ihre Verästelungen liefern die drüsigen Partien des Organes.

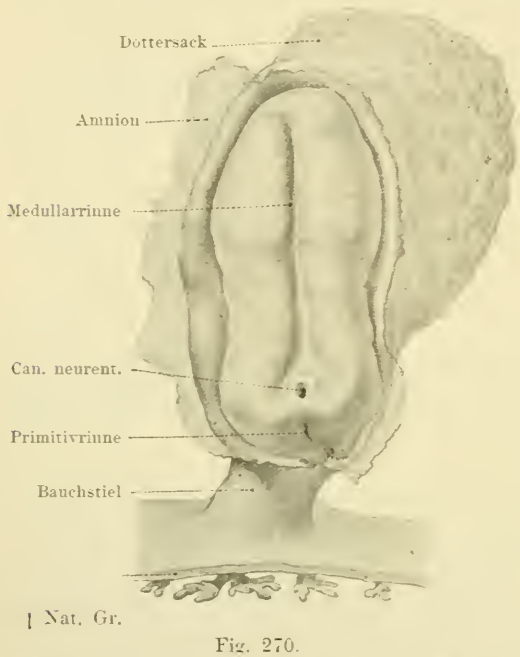
Die Samenblasen entstehen am Ende des Samenleiters nach Art der Drüsen, wobei das Epithel des Samenleiters den Bildungsprozess beginnt.

Die Analregion des Embryo in ihrer frühesten Form.

Die Analregion des Embryo, vor allem die Stelle der späteren Kloakenmembran lässt sich schon an der Keimhaut bestimmen. Dasjenige Gebiet der Keimhaut, aus dem der Schwanzdarm, die Kloakenmembran und der Bauchstiel mit dem Allantoisgang entstehen, liegt flach ausgebreitet an dem hinteren Ende des Primitivstreifens (Fig. 270). Bei der Abschnürung gelangt dieser Abschnitt der Keimhaut an die ventrale Wand des Körperendes und zwar: der hintere Teil des Primitivstreifens vor den Schwanz an die ventrale Körperwand, der vordere Teil des Primitivstreifens an die Stelle des späteren Schwanzendes. Unter solchen Umständen stammt die Kloakenmembran vom hintern Ende des Primitivstreifens und schliesst einen von Entoderm ausgekleideten Raum ventral ab, kurzweg Kloake genannt. Neben der Kloakenmembran wachsen demnächst die seitlichen Körperwandungen in die Höhe und bilden den Genitalhöcker. Sie erheben sich über der Kloakenmembran, wobei gleichzeitig ihr Ektodermüberzug verklebt (Fig. 87, S. 157), um sich freilich später wieder zu lösen. Nachdem die Kloakenmembran zur Herstellung teils des Sinus uro-genitalis und teils der Analgrube verwendet wird, folgt daraus, dass Teile des Erwachsenen, die im Bereich des Perineums sich befinden, bei dem Embryo einst in dem Bereich des Primitivstreifens lagen.

Diese Erfahrungen eröffnen eine wertvolle Perspektive auf die Beziehungen des Primitivstreifens und seiner Umgebung für die Anlage der Allantois und damit für die Deutung der Epispadie. Der hintere Teil des Epispadie.

Primitivstreifens kommt bei dem obenerwähnten Umklappen an die ventrale Körperwand zu liegen und zwar gerade dorthin, wo eine Ausstülpung des Entoderm, die Allantois, entsteht. Vor dem Umklappen der Keimhaut ist also das Gebiet der späteren Allantois ebenfalls dorsal gerichtet, nach dem Umklappen wird es ventral gelagert: dann aber erstreckt sich die Kloakenmembran bis zum Nabel (Embryonen von 4.2 mm grösster Länge). Später (schon bei menschlichen Embryonen von 8,2 mm Nacken-Steisslänge) hat sich unterhalb des Nabels Mesoderm von beiden Seiten her entwickelt und ein erstes Stück Bauchwand dort, in der Mittellinie, gebildet, wo früher lediglich die Kloakenmembran existierte. Findet dieser Prozess eine Hemmung von Anfang an, so bleibt zwischen Nabel und Genitalhöcker nur ein epithelialer Verschluss. Dieser hält auf die Dauer nicht Stand, es kommt zur totalen Becken-, Blasen-, Bauchspalte. Die weniger weit reichenden Spaltenbildungen bieten, sofern diese Erklärung zutreffend ist, keine Schwierigkeiten mehr.



| Nat. Gr.

Fig. 270.

Menschlicher Embryo mit Primitivstreifen, Medullarfurche und Medullarwülsten, ohne Urwirbel. Das Amnion geöffnet. Länge 2 mm. Dorsalansicht. Nach Graf Spee. Rekonstruktion.

Die ontogenetischen Erfahrungen über die Kloake und ihre Teilung in Rektum und Sinus urogenitalis erlauben eine Erklärung der in dieses Gebiet fallenden Missbildungen. Umgekehrt werden letztere lehrreich für das Verständnis der ontogenetischen Prozesse. Auf die Hypospadie wurde schon hingewiesen. Es handelt sich meist um reine Hemmungsbildungen. Der Verschluss der Urogenitalspalte sei z. B. auf irgend einer Stufe, wie Figg. 265—267, bei dem Manne unterbrochen worden. Da dieser Verschluss bei dem Weibe gar nicht stattfindet, so gleichen die extremsten Fälle äusserlich der weiblichen Form (Hermaphroditus spurius). Auch die Fälle von wirklicher Kloakenbildung, vorzugsweise bei dem Weibe, lassen sich als Hemmung-bildungen erklären. Die Fig. 271 giebt eine Kommunikation des Rektum mit der Scheide, die meist an der hinteren Wand vorkommt und zwar am häufigsten oberhalb des Vorhofes, bisweilen aber auch hoch oben im Scheidengewölbe. Der After, das Proktodäum, fehlt vollständig. Dieses Verhalten stammt aus einer Entwickelungsperiode, die sich äusserlich mit den Figg. 263 und 264 deckt und in der noch keine Analöffnung angelegt ist. Freilich muss hier, wie bei der einfachen Atresia ani (Fehlen des Afters) (Fig. 202) noch eine Aberratio evolutionis angenommen werden, weil es kein ontogenetisches Stadium giebt, in welchem das Rektum am unteren Ende durch Mesoderm, d. i. Bindegewebe, abgeschlossen ist. — Fälle, bei

denen das Rektum in die Blase oder den oberen Teil der Harnröhre einmündet, lassen sich als Hemmung bei der Scheidung der Kloake erklären (vergl. die Figg. 260 und 261). Freilich kommen auch hier Zustände vor, bei denen eine Aberratio evolutionis noch dazu angenommen werden muss, da die Hemmungsbildung durch späteres Wachstum der umgebenden Teile modifiziert wird, wie dies ja wohl bei allen Hemmungsbildungen in Betracht gezogen werden muss. — Die Kloake kann persistieren dann münden Harnblase und Rektum in einen gemeinsamen Raum (sehr selten).

Rathkes grundlegende Arbeiten (Citate derselben in seiner Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Leipzig 1861. S. 179 ff.) — Tourneux et Legay, Journ. de l'Anat. et de la Phys. — Tourneux, ebenda. 1888 u. 1889. — Retterer, ebenda 1890. — Reichel, Arch. f. klin. Chirurgie. Bd. 46. — Keibel, a. a. O. — Müller, V., Arch. f. mikr. Anat Bd. 39. 1892. — Nagel in Handb. der Anatomie des Menschen von Bardeleben. Jena 1896. 2. Lieferung.

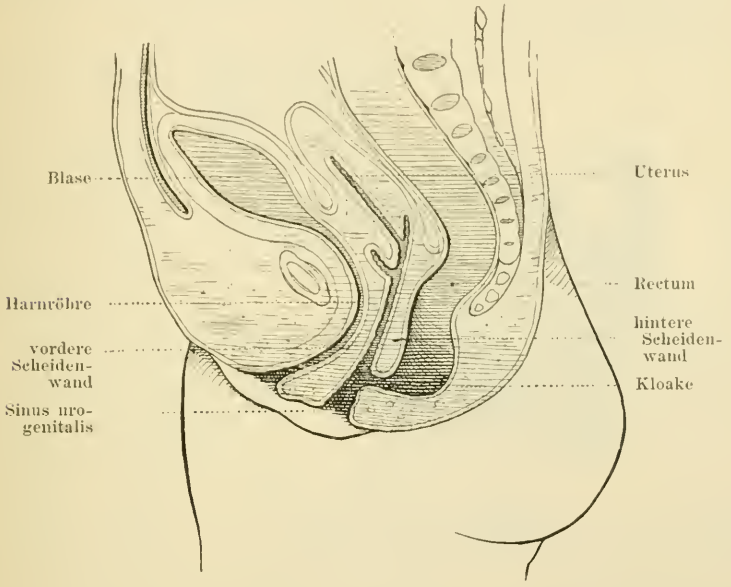


Fig. 271.
Atresia ani vaginalis. Das Rectum kommuniziert mit der Scheide. Aus Esmarch.

Descensus ovariorum et testiculorum.

Die Ovarien entstehen wie die Hoden oben in der Bauchhöhle, wo sie sich zuerst an der medialen Seite der Urniere erheben. Ovarien und Hoden müssen, um an die Stelle zu gelangen, die sie beim Erwachsenen einnehmen, von dieser hohen Lage herabrücken. An diesem „Descensus" beteiligen sich folgende Nachbargebilde:

1. Das Leitband der Urniere, Gubernaculum: es erstreckt sich von den Urnieren als eine Peritonealfalte bis zur vorderen Bauchwand und senkt sich dort in eine Vertiefung ein, welche als Bursa inguinalis bezeichnet wird. Das Leitband ist bei dem Menschen auch in Verbindung mit der Keimdrüse und zwar von Anfang an. Während die

Bursa inguinalis.

Urniere sich zurückbildet, geht es auf das untere Ende des Ovarium und des Hodens über, nimmt bedeutend an Umfang zu und wird zu dem Hunterschen Leitbande. 2. Das Gubernaculum (Hunter), das vergrösserte Leitband der Urniere. Bei dem weiblichen Fötus senkt es sich in die Bursa inguinalis ein, lateral von den beiden Arteriae umbilicales (Fig. 272): es verläuft eine Strecke dem Müllerschen Gange entlang und wird später zum Ligamentum uteri teres. Die Ovarien bleiben noch einige Wochen in hoher Lage; denn das Becken ist noch zu mangelhaft entwickelt, als dass diese im Verhältnis mächtigen Organe schon ihren späteren Platz einnehmen könnten. Sie gelangen erst allmählich mit der Entwickelung des Rumpfendes herab. Aus diesem Grunde spielt das Gubernaculum bei dem Descensus ovariorum wohl nur in den frühesten Entwickelungsstadien eine erhebliche Rolle. Das Ovarium ist durch das Mesoarium (Fig. 251) an die Urniere befestigt, es erhält sich aber selbständiger als das entsprechende Gebilde an dem Hoden, als das Mesorchium. Das Gubernaculum ist ein Teil des Mesoarium; das durch Herabsteigen in das kleine Becken, den Müllerschen Gängen folgend, auch das breite Mutterband, Ligamentum uteri latum, liefert (siehe oben S. 398).

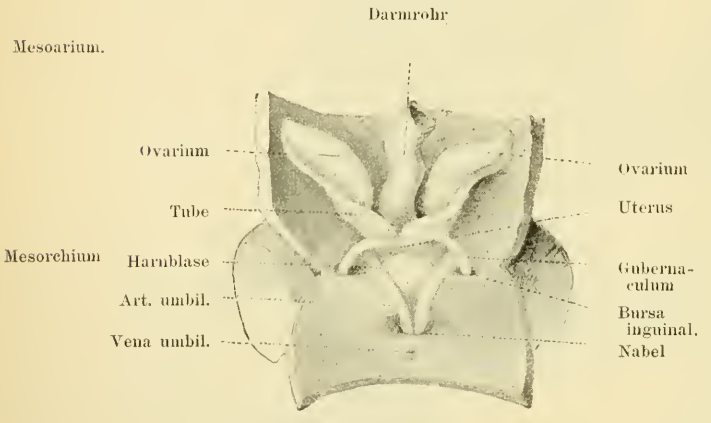


Fig. 272.
♀ Fötus von 4,5 cm Scheitel-Steisslänge. 4 mal vergr.

Das Gubernaculum des weiblichen Fötus ist das Homologon des Gubernaculum des männlichen Fötus. Beide senken sich in die Bursa inguinalis ein und durchlaufen mit ihr und dem Processus vaginalis den Leistenkanal.

Mit dieser Lageveränderung kommen auch die Blutgefässe von der oberen Bauchhöhle herab und treten durch das breite Mutterband zum Hilus ovarii. — Bisweilen verirrt sich das Ovarium in den Leistenkanal (selten). Häufiger vollzieht sich der Descensus nicht vollständig, die Ovarien bleiben in der Höhe der Linea innominata. Der Processus vaginalis und die Bursa inguinalis verschwinden in der Regel bei dem Weibe. Bleiben beide bestehen, so spricht man von einem Diverticulum Nuckii, das eine Dispostion zu Leistenhernien beim Weibe bilden kann.

An dem Hoden erfährt das Gubernaculum eine sehr bedeutende Entwickelung. Ein weicher mesodermaler, rötlicher Strang, sehr blutgefässreich, zieht sich von der Geschlechtsdrüse nach abwärts und dringt

in die Bursa inguinalis (Fig. 273), um sich am Grunde derselben zu befestigen. Die Geschlechtsdrüse liegt (ventral und lateral) frei, dorsal ist sie jedoch durch eine breite Bauchfellfalte, das Mesorchium, befestigt, welches die noch kurze Arteria spermatica zum Hoden herabführt (Fig. 273). Dieses Mesorchium verschwindet niemals, es macht die Wanderung des Hodens mit und bleibt dabei stets dorsal.

Hoden und Gubernaculum rücken nun allmählich in den Hodensack ein, wobei die Bursa inguinalis sich vergrössert. Sie besteht aus einer erst seichten, dann tiefen Tasche, welche von dem Peritonäum gebildet wird. Ihre volle Bezeichnung ist also Bursa inguinalis peritonaei; das Gubernaculum dringt in sie ein. Während des Descensus wird

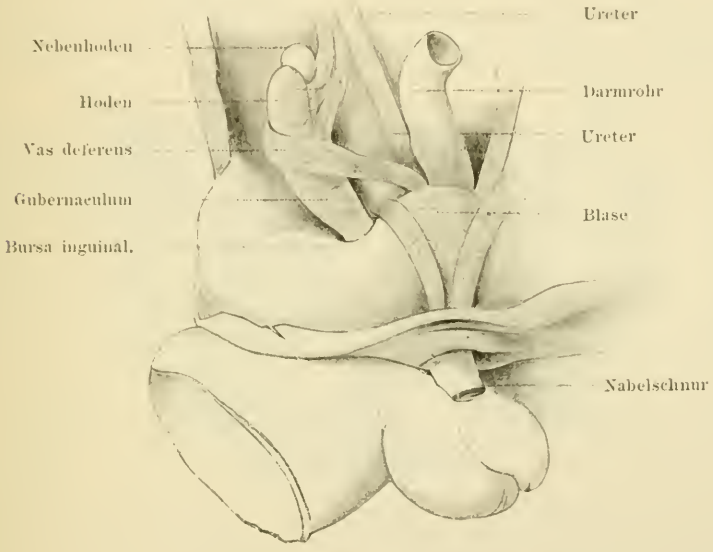


Fig. 273.

Menschlicher Embryo, 21 cm Kopf-Steisslänge. Nach einem frischen Präparat. Nat. Gr.

diese Tasche des Bauchfelles immer weiter und länger, wobei, das Gubernaculum voraus, Hoden und Nebenhoden allmählich in die verlängerte Bauchfelltasche hinabsinken, stets dorsal befestigt durch das Mesorchium (Fig. 274). Hoden und Nebenhoden liegen schliesslich in einer Bauchfelltasche, deren Wandung Processus vaginalis peritonaei genannt wird; er ist unten im Grunde des Scrotums befestigt. Dieser Processus vaginalis wird während des Zuges durch die vordere Bauchwand teilweise von Muskelfasern umhüllt, vollständiger noch von bindegewebigen Massen, unter denen man Teile der Fascia transversa und eine kleine, die Leistenöffnung bedeckende Partie der Aponeurose des Obliquus abdominis externus als sog. Coopersche Fascie besonders unterscheidet. Alle diese letzterwähnten Teile bilden

zusammen die Tunica vaginalis communis (Fig. 274, links), welche Hoden und Nebenhoden umschliesst und, nach oben verjüngt, einen Strang, den Samenstrang, darstellt, dessen Zusammensetzung aus Arterien, Venen, dem Vas deferens und den übrigen Zuthaten die systematische Anatomie aufführt. Im Innern dieser Tunica vaginalis communis vollziehen sich weitere Veränderungen. Auf der ganzen Wanderung durch den Leistenkanal und den Hodensack wird der Hoden von einer serösen Cavität umgeben, welche der Processus vaginalis begrenzt. Nach der Geburt schliesst sich in der Regel die den Leistenkanal durchsetzende Strecke des Processus vaginalis und findet sich später in einen bindegewebigen Strang verwandelt. Von dem Processus vaginalis bleibt der distale Abschnitt als Tunica vaginalis propria erhalten. Sie umschliesst eine besondere, den Hoden umgebende seröse Höhle, die, wie alle serösen Höhlen, unter pathologischen Umständen sich beträchtlich vergrössern kann (Hydrocele).

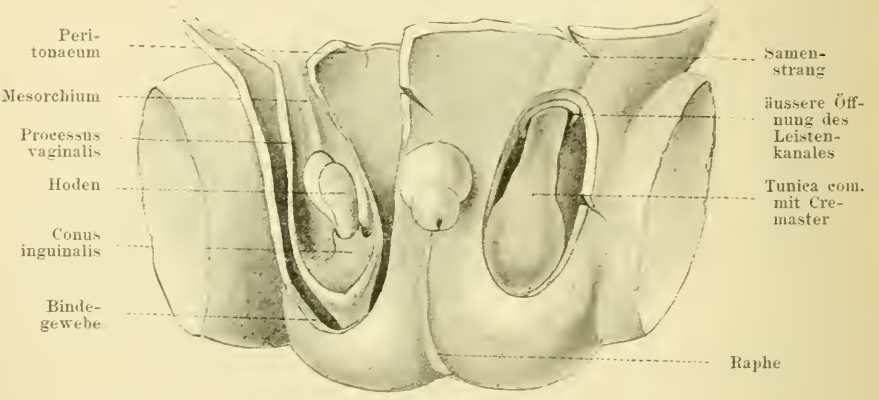


Fig. 274.
Menschlicher Fötus, 25 cm Kopf-Steisslänge. Der Hodensack ist auf beiden Seiten geöffnet.

Der Descensus beginnt im dritten Monat, im sechsten Monat ist der Hoden an der Bauchwand angelangt und gleitet nunmehr durch den Leistenkanal. Im achten Monat ist er im Grund des Scrotum angelangt. Nicht selten ist der Descensus bei der Geburt unvollständig und ein oder beide Hoden sind noch unterwegs. Manchmal erreichen sie den Grund des Hodensackes überhaupt nicht und bleiben in der Bauchhöhle oder im Leistenkanal stecken (Kryptorchismus). Abgesehen vom ersten Kindesalter ist der Leistenhoden selten, unter mehr als 10 000 Rekruten fanden sich eine Kryptorchide, fünf rechts- und sechs linksseitige Monorchiden (Schädel, Diss. Berlin. 1869). Ein Gegensatz zu der eben geschilderten Erscheinung ist die Ectopia extra-abdominalis, bei welcher der Hoden auf der vorderen Schenkelfläche nahe der Fossa ovalis, dem Canalis cruralis, den Gefässen folgend, hinabgelangt. Noch auffallender ist die Lage am Perineum dicht bei dem After.

Kryptorchie.

Der Processus vaginalis bleibt bisweilen offen. Eingeweideschlingen können sich dann unmittelbar nach der Geburt zu dem Hoden in das Scrotum hinabdrängen (angeborener Leistenbruch). Offenbleiben einer Strecke

des Processus vaginalis von der Bauchhöhle her bildet eine Disposition zu Leistenhernien bei dem Erwachsenen.

An dem Descensus testiculorum beteiligt sich auch der Inhalt des Hodensackes. Das lockere Mesoderm im Innern des Scrotum bildet um den sechsten Monat eine weiche, umfangreiche, strangartige Masse, die sich von dem Grund des Hodensackes gegen den Processus vaginalis erstreckt. In der Nähe der letzteren erhebt sich das Gewebe kegelförmig (Conus inguinales), um das untere Ende des Leitbandes aufzunehmen (Fig. 274). Der Hoden kann dadurch wieder von dem Eintritt in den Leistenkanal zurückgedrängt werden, der Processus vaginalis für kurze Zeit verschwinden und an dessen Stelle der Konus sich emporheben. Nach dieser Zwischenperiode beginnt der Descensus des Hodens von neuem, wie er oben als einheitlicher Vorgang geschildert wurde. Auftreten des Conus inguinalis und die wiederholt an dem Processus vaginalis vorkommende Ein- und Ausstülpung erinnert an Einrichtungen bei den Säugetieren. Conus inguinalis.

Der Descensus testiculorum ist eine überraschende Erscheinung, die wegen der normalen wie der abnormen Vorgänge, die sich abspielen, das Problema magnum (Langenbeck) genannt wurde. Die Hauptursachen liegen offenbar in alten, erworbenen Einrichtungen, die von den, uns unbekannten Vorfahren herrühren. Ob die Wachstumsdifferenz der über und unter dem Hoden gelegenen Teile, ob Druck des Inhaltes der Bauchhöhle, ob Zug des Gubernaculum dazu noch wesentlich beitragen, ist wahrscheinlich, aber bestritten. — Der linke Hoden gelangt in der Regel früher in den Leistenkanal und in den Hodensack als der rechte. Der Druck des S romanum wird dafür verantwortlich gemacht. — Auch über andere Punkte herrschen Meinungsverschiedenheiten, so über die Herkunft des Hodenhebers (Cremaster). — Die verlagerten in der Bauchhöhle zurückgebliebenen Hoden atrophieren stets, aber die Atrophie entwickelt sich langsam (Stilling).

Das System der Fortpflanzungsorgane zeigt fast in jeder Phase seiner Entwickelung die Richtigkeit des von Haeckel aufgestellten biogenetischen Grundgesetzes: „Die Ontogenie ist eine kurze Rekapitulation der Phylogenie". Das vorübergehende Auftreten der Urniere, ihre Beziehungen zu dem Hoden, wobei sie die samenableitenden Wege herstellt, wird nur verständlich durch die Stammesgeschichte dieser Organe, welche die vergleichende Anatomie aufdeckt. Der Blick auf den allmählichen Ausbau dieses interessanten Organsystems gestaltet sich um so überraschender, wenn man erwägt, dass die Anfänge desselben bis zu den wirbellosen Tieren hinabreichen. Dieselbe Schlussbemerkung liesse sich freilich an jedes Kapitel der Embryologie anhängen, an das Darm-, Gefäss- und Nervensystem, denn überall zeigt sich die nämliche Erscheinung. Wir begnügen uns mit diesem Hinweis bei Gelegenheit der Darstellung des Systems der Fortpflanzungsorgane.

Hunter, J., Observ. on certain parts of animal oeconomy. London 1836. — Bramann, Arch. f. Anat. 1884. Mit ausführlichem Litteraturverzeichnis. — Klaatsch, Morph. Jahrb. Bd. 16. 1890.

IV. Entwickelung des Gefässsystems.

Organe des Kreislaufs.

Allgemeines.

In dem Embryo übernimmt das Herz sehr früh die Aufgabe, das Blut durch bestimmte Bahnen zu leiten. Schon bei menschlichen Em-

bryonen von ungefähr 2 mm Länge besteht ein Kreislauf, der durch die Kontraktionen des Herzschlauches unterhalten wird. Dieser erste Kreislauf ist bedeutenden und wiederholten Änderungen der Gefässordnung unterworfen, von denen einzelne schon bei den Eihäuten erwähnt wurden, nämlich:

1. der Dotterkreislauf: er tritt am frühesten auf und besteht in der Cirkulation des Blutes auf dem Dottersack. Nachdem das arterielle Blut das Gefässnetz auf der Oberfläche des Dottersackes passiert hat, kehrt es durch die Venae vitellinae in das hintere Herzende zurück (Fig. 98, S. 169).

2. Der Allantoiskreislauf folgt dem vorgenannten und zieht durch die Allantois. Bei den Sauropsiden besteht er während der ganzen Zeit der Entwickelung im Ei (Fig. 90, S. 160). Der aus Arterien, Kapillaren und Venen bestehende Kreislauf dauert bei den meisten Familien der Säuger so lange, bis der Placentarkreislauf hergestellt ist. Bei den Primaten und auch beim Menschen tritt an die Stelle der bläschenförmigen Allantois der Bauchstiel. Es entstehen zwei Umbilical- oder Nabelarterien, welche die Leitung des Blutes zu der Herstellung

3. des Placentarkreislaufes übernehmen. Die beiden letzteren Kreislaufsysteme werden durch Endäste der primitiven Aorten gespeist. Das zurückkehrende Blut wird dann zuerst durch zwei, später durch eine Nabelvene zum Herzen zurückgeführt. Über die Einzelnheiten dieser drei Kreislaufsarten vergleiche man die früheren Abschnitte S. 163 u. ff.: die folgenden Auseinandersetzungen betreffen nur die Cirkulation des Blutes im Innern des Embryo und des Fötus und zwar die arteriellen Bahnen, die venösen Bahnen und jene für die Lymphe.

a) Das Herz.

Das Herz liegt unmittelbar unter dem Kopfe und ist anfangs ein einfacher Schlauch mit kontraktiler Wandung. Dieser Herzschlauch nimmt an seinem Hinterende die Dottervene auf und entlässt an seinem Vorderende die ventrale Aorta; infolge vermehrten Längenwachstums krümmt er sich, wobei das Venenende dorsal gelagert wird (Fig. 275). Eine cirkuläre Einschnürung lässt den kaudalen Abschnitt schon jetzt als Vorhofsteil von der übrigen, gekrümmten Ventrikelschleife unterscheiden. Die Ventrikelschleife besteht aus einem absteigenden Schenkel (links) und einem aufsteigenden (rechts), der in den Bulbus arteriosus übergeht (Fig. 276).

Ventrikelschleife.

Bei Embryonen von 5 mm Länge besteht das Herz aus zwei grossen Herzohren, Auriculae cordis, verbunden miteinander durch einen unpaaren Vorhof (Atrium commune). Ein enger Kanal, der Ohrkanal, Canalis auricularis, führt aus den Aurikeln in den Ventrikelschlauch. Ein Abschnitt des letzteren liegt dicht an dem Ohr-

kanal; das aus den Herzohren kommende Blut gelangt zunächst in diesen Abschnitt, der Venenschenkel genannt wird. Er setzt sich durch eine Einschnürung, Fretum (Haller), in den zweiten Abschnitt, den Aortenschenkel fort (Fig. 276), der sich allmählich in den Aortenbulbus, Fretum.

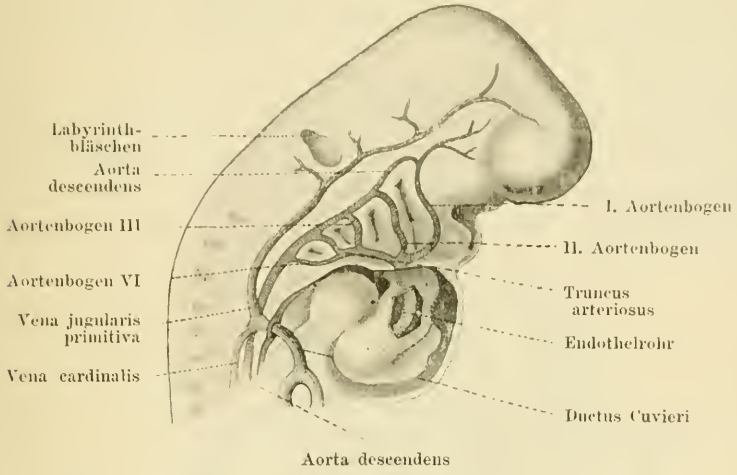


Fig. 275.

Menschlicher Embryo, durchsichtig gedacht, das Pericardium abgetragen; Vorderkörper von der rechten Seite gesehen mit dem Truncus arteriosus, fünf rechtsverlaufenden Aortenbogen, der Aorta descendens dextra und den primitiven Jugularvenen. Nach His.

Conus arteriosus, verjüngt, der in die Aorta übergeht, welche in der Furche zwischen den beiden Herzohren in die Höhe steigt und wegen ihrer ventralen Lage vordere Aorta genannt wird. Hinten, an dem Ohrkanal, befindet sich ein weites, kurzes Gefäss, das alle Venen in sich aufnimmt und also das gesamte zurückkehrende Blut dem Herzen zuleitet, der Venensinus, Sinus venosus. Er ist jetzt noch isoliert, wird aber später in die Wand des Vorhofes aufgenommen. Im einzelnen sei über die erwähnten Abteilungen des embryonalen Herzens folgendes mitgeteilt:

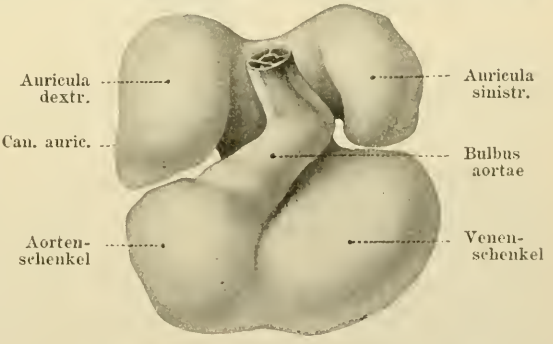


Fig. 276.

Herz eines menschlichen Embryo von 5 mm Nackenlänge, von vorn gesehen. 30 mal vergr. Nach His.

Der Vorhof, das Atrium commune, ist, wie schon die Bezeichnung sagt, gegenüber den beiden Vorhöfen des ausgebildeten Herzens

ein einfacher Raum, der an beiden Seiten mit den Vorhöfen zusammenhängt, nach unten durch den Ohrkanal mit der Ventrikelschleife in Verbindung steht, hinten den weiten Sinus venosus aufnimmt und vorn vertieft ist zur Aufnahme des Aortenbulbus (Fig. 276). Später wird durch Betrachtung des Innern sich aufklären lassen, wie aus diesem unpaaren Raum mittelst einer kompliziert gebauten Scheidewand zwei Vorhöfe entstehen.

Der Sinus venosus[1]) nimmt das Blut der Dotter-, der Nabel- und der Körpervenen auf (Fig. 283). Ursprünglich ist er ein Teil des Vorhofes, allein mehr und mehr schnürt er sich durch seitliche Einfaltung der Wand ab und wird zu einem kurzen aber weiten Rohr, dessen Mündung an der dorsalen Wand (Fig. 277) liegt. Später wird der Sinus venosus in die Herzwand aufgenommen.

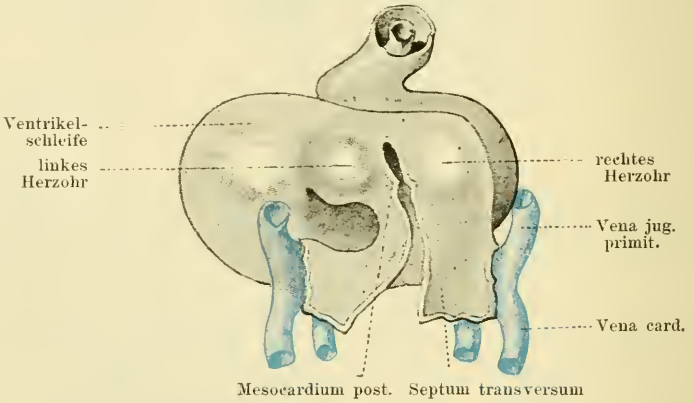


Fig. 277.

Herzschlauch, von hinten gesehen, von dem Mesocardium losgeschnitten. Der Eintritt der Nabelvenen zwischen den Cardinalvenen in den Sinus venosus. Menschlicher Embryo von 4,2 mm Länge. Nach His.

Die Herzohren (Auriculae cordis, Fig. 276) wachsen sehr schnell zu einer beträchtlichen Grösse heran. Sie erfüllen oberhalb der Ventrikel den gesamten Raum der Perikardialhöhle, dehnen sich dabei auch nach vorn aus und umgreifen den Aortenbulbus bis zur Berührung mit der vorderen Schlussmembran des Rumpfes (Membrana reuniens anterior). Nach oben erheben sie sich bis zur Kehlkopfanlage (Fig. 122, S. 202), Die beiden Herzohren hängen durch den schon erwähnten Vorhof zusammen.

Membrana reuniens.

Das Herz stellt im gefüllten Zustande eine kugelige Masse dar und schimmert durch die Membrana reuniens anterior (Fig. 69, S. 129) rot

[1]) Sinus reuniens (His). Die Bezeichnung Sinus venosus deutet auf das Vorkommen desselben Venenrohres bei den Wirbeltieren von den Cyklostomen hinauf bis zu dem Menschen.

hindurch. Wegen der Unvollkommenheit der Körperwand nennt man die Lage des Herzens um diese Zeit noch ektopisch (Figg. 89, S. 159 und 122, S. 202). Es liegt noch nicht im Innern der Brusthöhle, wie dies später der Fall ist. Bleibt dieser embryonale Zustand bestehen, dann heisst der Bildungsfehler: Ektopie[1]) des Herzens.

Endothelrohr.

Der Herzschlauch besteht aus zwei Lamellen, einer inneren endothelialen und einer äusseren, die zur Herzmuskulatur, zu dem Myocardium und zu dem Pericardium viscerale wird. Diese beiden Lamellen stecken, jede zu einem Rohr geformt, ineinander. Das Endothelrohr ist anfangs vom Muskelrohr durch einen breiten Zwischenraum getrennt (Fig. 278). In der Fig. 279 ist das Endothelrohr auf seinem ganzen Verlauf sichtbar, weil der Muskelschlauch entfernt wurde. Schon sehr früh, finden sich am S-förmig gekrümmten Herzschlauch Muskelfasern. Das Muskelrohr verdickt sich im Bereich der Vorhöfe gleichmässig und wird von dem Endothelrohr ausgekleidet. Im Bereich der Ventrikelschleife lockert sich aber später das Myocardium in eine Menge kleiner Muskelbälkchen auf, welche in den Zwischenraum bis zu dem Endothelrohr vorspringen und sich netzartig miteinander verbinden. Die erste Andeutung hiervon ist in Fig. 280 zu sehen. In die zwischen den Bälkchen gelegenen Buchten stülpt sich das Endothel ein und überzieht dann deren Wände. Muskel- und Endothelrohr sind nicht parallel laufend. In der Ventrikelschleife ist das Endothelrohr weit, am Canalis auricularis und am Fretum eng (Fig. 279). Im Truncus Aortae wird es wieder weit und setzt sich in die abgehenden Aorten fort, die samt den übrigen grösseren Gefässstämmen zunächst lediglich als Endothelröhren auftreten.

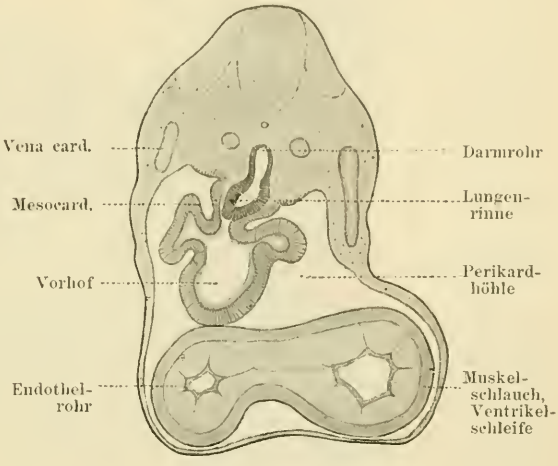


Fig. 278.
Menschlicher Embryo von 3,2 mm Länge. Querschnitt durch Herz und Perikard. 40 mal vergr.

Auf der eben geschilderten Entwickelungsstufe gleicht das Herz noch dem, zeitlebens nur aus einem venösen Vorhof und einer arteriellen Kammer bestehenden Fischherzen. Die Entwickelung der Lungen führt aber bei allen luftatmenden Tieren zur Teilung des Herzens und damit auch des Kreislaufes. Folgende Einzelheiten leiten diesen wichtigen Vorgang ein: an dem Ventrikelteil des Herzschlauches, der anfänglich einheitlich ist, tritt eine seichte Furche auf, der Sulcus interventricularis. Er markiert zunächst äusserlich die beginnende Scheidung in eine rechte und linke Kammer. Dann führt der Ventrikelteil eine Drehung aus, wobei die Ventrikelschleife ent-

[1]) τόπος, Platz und ἐκ oder ἐξ aus. Das Wort bedeutet also weg von dem (natürlichen) Platz, verlagert.

steht, deren linker Schenkel dorsal, nach hinten, deren rechter ventral, nach vorn zu liegen kommt. Damit geht gleichzeitig die Schleifenform des Ventrikels für das Auge verloren, denn nunmehr verbinden sich die Muskelwände der beiden Ventrikel innig miteinander und verschmelzen. Äusserlich sind sie dann durch eine seichte Furche, die interventrikulare Furche, gegen einander abgegrenzt; niemals verschwindet sie vollständig, sie ist an jedem Herzen als vordere und hintere Längsfurche bekannt. Die noch schlauchartigen Herzkammern liegen nicht in einer Ebene hintereinander, sondern die Abteilung des späteren rechten Ventrikels liegt hinter der Abteilung des späteren linken Ventrikels, also gerade umgekehrt wie bei dem Erwachsenen. Das Herz dreht sich, um seine definitive Lage zu erreichen, nahezu um 180° um seine Achse, ausgenommen der Aortenteil, der fixiert ist.

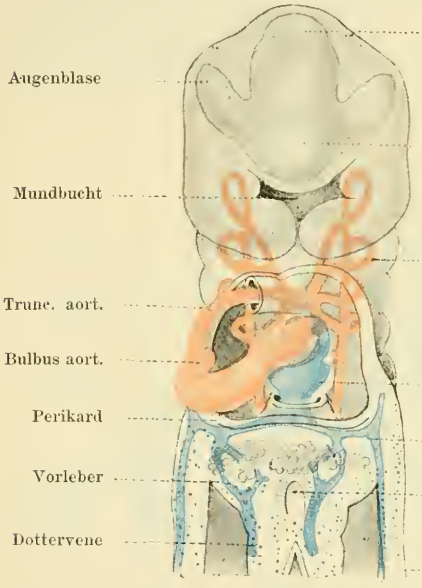


Fig. 279.

Vorderrumpf eines menschlichen Embryo von 3,2 mm Länge. Das primitive Pericardium und die vordere Bauchwand, ebenso der Muskelschlauch des Herzens entfernt und nur der Endothelschlauch belassen. Nach His.

Das embryonale Herz im Innern.

Der unpaare Vorhof, das Atrium commune, wird durch die Entstehung einer Vorhof-Scheidewand in zwei Vorhöfe, in ein Atrium dextrum und sinistrum getrennt. Es entsteht im Innern eine leistenförmige Hervorragung (Fig. 280, Septum superius[1]). Diese Leiste wächst allmählich zu einer halbmondförmigen Platte — dem Septum atriorum — aus, welche die Kommunikation zwischen den beiden Vorhöfen immer mehr einengt. Indem dieses Sep-

Endokardkissen.

tum superius an Ausdehnung gewinnt, greift es auf die vordere und untere Vorhofswand über und verbindet sich schliesslich mit den Verdickungen des Endocardium, welche in dem Ohrkanal entstanden sind und Endokardkissen, auch Endothelwülste genannt werden. Diese Endokardkissen sind anfangs rundliche Wülste, welche später an der vorderen und hinteren Wand sichelförmig in die Höhe[2]) wachsen und sich ebenfalls an der Herstellung der Scheidewand der Vorhöfe beteiligen. Sie treffen nämlich beim Emporwachsen auf ein von oben herabkommendes, rechts von dem Septum superius liegendes Septum,

[1]) Septum primum (Born). — [2]) Septum intermedium (His).

auf das Septum spurium (Fig. 280) und verwachsen mit diesem. Unter solchen Umständen ist eine Scheidewand der Vorhöfe entstanden, welche doppelt wäre und oben sogar durch einen kleinen spaltförmigen Raum getrennt bliebe, wenn die Verwachsung des Septum spurium samt den sichelförmigen Fortsätzen der Endokardkissen nicht eine andere Bestimmung erhielte. Durch das zuerst entwickelte Septum superius ist eine Scheidewand entstanden *ohne* Foramen ovale. Während des Herabwachsens dieses Septum (superius) entsteht aber nun *oben*, an seiner Ursprungsstelle, ein ansehnliches Loch, das Foramen ovale, als solches eine *sekundäre Bildung*. Diesem embryonalen Foramen ovale fehlen aber noch jene Eigenschaften, welche man bei dem Erwachsenen an ihm bemerkt: es fehlt die breite wulstige *Umgrenzung*, *der Limbus Vieussenii*; er entsteht von der oberen Wand des rechten Vorhofes aus mit Hülfe des Septum spurium und der sichelförmigen Fortsätze der Endokardkissen, welche rechts von dem Septum superius sich treffen und dem Foramen ovale gleichsam einen Rahmen geben. Die Valvula foraminis ovalis, welche sich auf der Seite des *linken* Vorhofes befindet, wird vom Septum superius hergestellt.

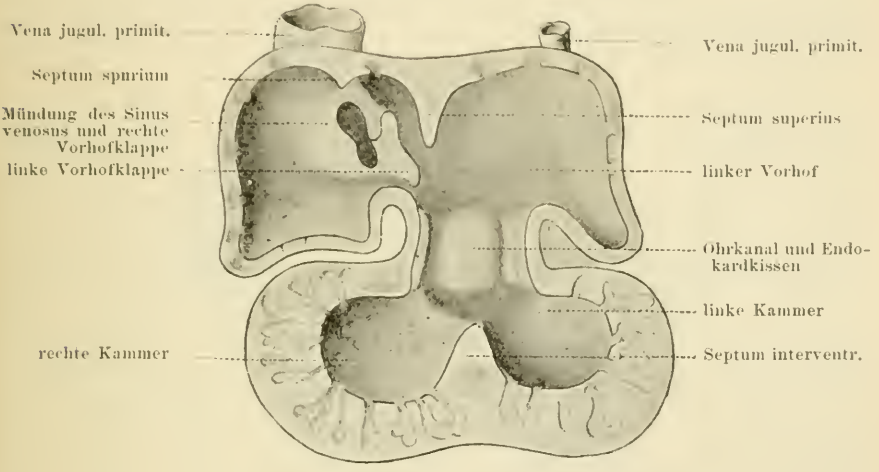


Fig. 280.
Innenraum des Herzens, dorsale Hälfte. Menschlicher Embryo von 10 mm Nackenlänge. Nach His.

Die Scheidewand der Vorhöfe entsteht nach dem oben Gesagten aus vier Teilen: dem Septum spurium, dem Septum superius, einem Teil der Endokardkissen, die an der vorderen und hinteren Wand des Vorhofes sichelförmig in die Höhe steigen und endlich aus einer Partie der linken Valvula venosa (Fig. 281), welche die Mündung des Sinus venosus begrenzen hilft.

Das Septum spurium[1]) ist eine halbmondförmige Leiste. Ihr freier Rand schiebt sich dem in dem Septum superius entstandenen Foramen ovale, von der rechten Seite her, entlang und liefert so den Hauptteil des Limbus Vieussenii; Septum spurium und Septum superius[2]) sind beide ursprünglich oben durch einen kleinen Zwischenraum getrennt, der später verschwindet. In der frühen embryonalen Periode liegen sie aber deshalb nicht in derselben Ebene und ihre unteren Partien gleiten aus dem nämlichen Grunde aneinander vorbei, wodurch die Valvula foraminis ovalis ihre auffallende Richtung bekommt.

In der Wirbeltierreihe tritt bei den Dipnoern ein unvollständiges Septum atriorum auf. Weiter ausgebildet ist es bei den urodelen Amphibien. Erst bei den Reptilien findet seine Verbindung mit den Klappen des Ostium atrio-ventriculare commune statt, wodurch ein Septum atriorum entsteht wie in dem embryonalen Herzen der Säuger. Bei Vögeln und Säugetieren kommt es dann durch Anpassung an die eigenartigen embryonalen Kreislaufsverhältnisse zu einer Durchbrechung der Vorhofsscheidewand. Diese Durchbrechung ist bei Vögeln eine mehrfache und ebenso bei den Beuteltieren, dagegen beim Kaninchen und beim Menschen eine einfache.

Die Kammerscheidewand, Septum interventriculare[3]) folgt zeitlich der Vorhofscheidewand nach. Vor der dorsalen Wand der Ventrikelschleife entwickelt sich eine muskulöse Falte, welche den freien Rand dem Ohrkanal zuwendet (Fig. 281). Der Raum des Ohrkanales, durch den das Blut aus den jetzt getrennten Vorhöfen in die Ventrikelschleife hineinströmt, heisst von nun an unpaare Atrioventrikularöffnung, Ostium atrio-ventriculare commune. Das Septum erreicht sie bald und verbindet sich mit ihrer Wandung, welche von den Endokardkissen hergestellt wird. Um diese Kammerscheidewand zu vervollständigen, sind aber noch andere Teile des Herzinnern notwendig, nämlich 1. das kaudale Ende des Septum aorticum und 2. Fortsetzungen der Endokardkissen. Auch das Septum ventriculorum der systematischen Anatomie ist kein einheitliches Gebilde, sondern aus mehreren Teilen zusammengefügt, wie das Septum atriorum. Mit der Vollendung der Kammerscheidewand sind nunmehr zwei Kammern entstanden, eine rechte und linke, und ebenso ist die früher einfache Atrioventrikularöffnung in eine rechte und eine linke, in ein Ostium atrio-ventriculare dextrum und sinistrum geschieden worden. Diese Herzkammern hängen nun einerseits mit den Vorhöfen zusammen, andererseits mit dem Bulbus arteriosus. Die Entwickelung der Kammerscheidewand beginnt bei dem menschlichen Embryo von 5 mm Länge, bei dem Embryo von 10 mm ist sie vollendet.

Pars membranacea septi. An dem Herzen des erwachsenen Menschen findet sich am oberen Ende der Kammerscheidewand eine Stelle, die nicht muskulös ist und deshalb als Pars membranacea septi bezeichnet wird. Ihre Entstehung führt zurück auf jene Bildungsstufe,

[1]) Septum II (Born). — [2]) Septum I (Born). — [3]) Septum inferius (His).

auf der das Septum interventriculare entsteht. Während es von unten gegen den Ohrkanal in die Höhe wächst, giebt es eine Periode, in welcher die beiden Kammern über den freien Rand dieses Septum hinweg noch miteinander in Verbindung stehen. Diese Öffnung zwischen den beiden Ventrikeln heisst Ostium interventriculare (Fig. 281). Es kommt nun ein Zeitpunkt, in welchem das Wachstum der muskulösen Kammerscheidewand stillsteht und sich das Ostium interventriculare dauernd erhalten würde, wenn es nicht in die Wandung des Aortenconus einbezogen würde. Dies geschieht dadurch, dass das Septum aorticum allmählich den freien Rand der Kammerscheidewand erreicht und mit ihm verwächst. Das Ostium interventriculare wird auf diese

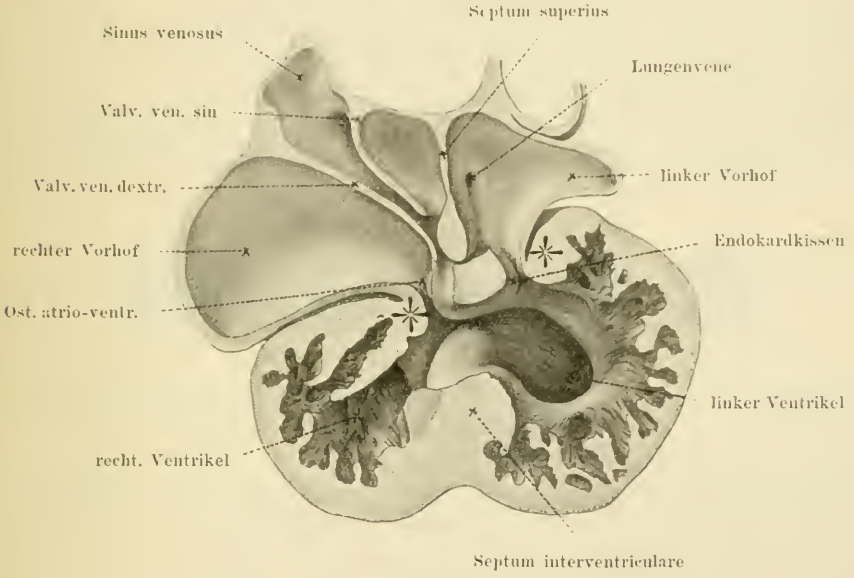


Fig. 281.

Innenraum des Herzens, dorsale Hälfte. Kaninchenembryo von 5,8 mm Kopflänge. Schnitt durch das Foramen atrio-ventriculare commune. 25 mal vergr. Nach Born.

Weise mehr und mehr verkleinert und rückgebildet. Dann ist die vollständige Scheidung der beiden Kammern vollzogen. Der Verschluss besteht aus derber Bindesubstanz, er ist eine Fortsetzung der Endothelkissen, welche das Septum aorticum bildeten. Diese liefern aber nur Bindesubstanz und elastisches Gewebe, keine roten Muskelfasern.

Das Ostium interventriculare bleibt bei Krokodilen als Kommunikationsöffnung zwischen beiden Ventrikeln zeitlebens erhalten (Foramen Panizzae). Bei Marsupialiern ist die Öffnung noch zur Zeit der Geburt vorhanden und schliesst sich erst einige Zeit nach der Geburt. Bei allen Säugern kommt unter normalen Verhältnissen diese Öffnung zum Verschluss, unter abnormen kann sie offen bleiben. Man spricht dann von Defekten der Kammerscheidewand. Ihre Ausdehnung hängt ab von derjenigen Ausbildungs-

Foramen Panizzae.

stufe, auf welcher die Hemmungsbildung, das Septum interventriculare, getroffen hat.

Die Entstehung der Atrioventrikularklappen hängt mit der Entwickelung der Endokardkissen und der Trabeculae carneae zusammen. In den Ventrikeln entstehen Muskelbälkchen, dazwischen Buchten und Spalten. Während so die Wandung zunimmt, werden die Balken gegen die Atrioventrikularöffnung zu immer dünner und die dazwischenliegenden Spalten immer weiter. Diese Muskelbalken sind schon in früher Zeit in Verbindung mit der Umrandung der unpaaren Atrioventrikularöffnung, d. i. mit den obengenannten Endokardkissen. Mit der weiterschreitenden Entwickelung der Muskelbalken werden die Endokardkissen von unten her gewissermassen unterminiert und ragen nun in die Ventrikelhöhle hinein. Aus diesen frei vorragenden Rändern entwickeln sich die Atrioventrikularklappen. Die Klappen haben aber nicht überall übereinstimmende Zusammensetzung. Zu beiden Seiten des Septum interventriculare sind sie nur aus den Randhöckern der Endokardkissen hervorgegangen, also ursprünglich rein bindegewebiger Natur wie das

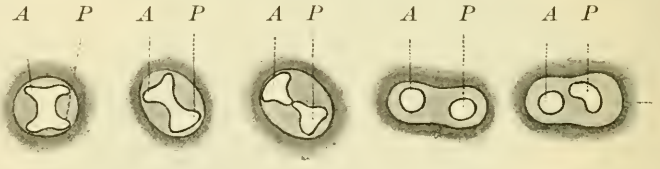


Fig. 282.

Querschnitte durch den Bulbus aortae vom Fretum kranialwärts. Menschlicher Embryo von 11,5 mm Nackenlänge. 20 mal vergr. Nach His. *A* Aorta. *P* Pulmonalis.

septumständige Segel der Valvula tricuspidalis und der Aortenzipfel der Valvula mitralis. Die übrigen Klappen bestehen aus den Endokardkissen und der unterminierten Muskelwand des Ventrikels (Fig. 281 *). Von den mit den Klappen zusammenhängenden Muskelbalken erhalten sich einige, aus ihnen entwickeln sich die Papillarmuskeln und die Chordae tendineae.

Bei Fischen und Amphibien findet sich statt der Endokardkissen eine vordere und hintere Atrioventrikularklappe. Bei den Reptilien verwächst das Septum atriorum mit den Klappen; es bestehen nur mediale Klappen. Bei den Krokodiliern, bei denen die Ventrikelhöhle stärker ausgedehnt ist, entwickeln sich auch laterale Klappen mit Hülfe von Muskelbalken.

Aorta und Arteria pulmonalis entstehen aus dem einfachen Rohr des Bulbus Aortae durch Trennung in zwei Hälften. Die Trennung geht zunächst von dem Endothel aus. Im Bulbusrohr entwickeln sich zwei Endothelwülste, von denen der eine rechts, der andere links gelegen ist. Sie erstrecken sich nach und nach durch die ganze Länge des Bulbus (Fig. 282). Beide Wülste erfahren dabei eine spiralige Drehung, weil der hintere nach rechts, der vordere mehr nach links

zieht. Indem sie sich mit ihren Firsten aneinanderlagern und verschmelzen, entsteht ein Septum aorticum. Dadurch erfolgt die Scheidung des Bulbusrohres in die spiralig umeinandergedrehten Rohre der Arteria pulmonalis und der Aorta: die Bulbusmündung und die Ostia atrioventricularia rücken sich immer näher, die Mündung des Bulbus weitet sich beträchtlich aus, die Pulmonalisröhre rückt nach rechts, die Aortenröhre nach links, das Septum aorticum dringt ebenfalls gegen die Kammern vor und verschmilzt mit dem noch freien Rande des Septum interventriculare dort, wo sich die Endokardkissen befinden. Damit ist die Aorta in die linke, die Pulmonalis in die rechte Kammer hineingeleitet.

Die Transposition der aus dem Herzen tretenden arteriellen Gefässstämme, ohne Vorhandensein eines Defektes in der Kammerscheidewand, wird durch die Entwickelungsgeschichte dem Verständnis näher gebracht. Wenn die arteriellen Gefässstämme in den ungehörigen Ventrikeln stecken, so ist wohl eine Unregelmässigkeit im Verlauf des Septum aorticum die Veranlassung, wodurch die Mündung des Bulbus Aortae in eine nach vorn liegende Aorta und eine nach hinten liegende Pulmonalis verlegt wurde, statt umgekehrt. Das Septum ventriculorum wird dabei von dem abnorm gestellten Septum aorticum zweifellos beeinflusst (Holl, Wien. Med. Jahrb. 1882).

Die Semilunarklappen der Aorta und der Pulmonalis entstehen aus Endothelwülsten. Nach der Vollendung des Septum aorticum ragen gegen das Lumen der beiden obengenannten Gefässe je zwei Endothelwülste. Von derjenigen Stelle der Wand, welche bisher keine besondere Endothelverdickung zeigte, geht dann noch ein dritter Endothelwulst aus. Das Lumen jedes Arterienrohres zeigt nun die Gestalt einer dreistrahligen Spalte. Diese Endothelwülste sind auf den Anfangsteil jeder Arterie beschränkt; jeder Wulst wird ausgehöhlt und bildet so eine zuerst dickwandige Tasche, die dann allmählich ihre definitive Beschaffenheit annimmt.

Sinus venosus und seine Umgestaltung.

Der Sinus venosus nimmt, wie schon früher erwähnt wurde, die Dotter-, die Nabel- und die Körpervenen auf, die letzteren vereinigt zu dem Ductus Cuvieri (Fig. 283). Diese Venen gelangen nun nicht einzeln durch besondere Öffnungen in den rechten Vorhof, sondern erst dann, nachdem sie sich vorher zu dem Sinus venosus verbunden haben. Er liegt dem Vorhof unmittelbar an und ergiesst sein Blut durch eine weite Öffnung, die links und rechts durch eine grosse Venenklappe begrenzt ist, Valvula venosa sinistra und Valvula venosa dextra (Fig. 281). Die linke Klappe lagert sich an das Septum atriorum an, verbindet sich oben und unten mit dem Limbus fossae ovalis (Vieussenii) und verschmilzt schliesslich mit dem hinteren Abschnitt des Septum. Valvulae venosae.

Die rechte Venenklappe ist sehr gross und zieht im Bogen herab bis zu dem Endokardkissen (Fig. 281), sie bleibt erhalten, aller-

dings beträchtlich verändert. Sie umzieht später die Einmündung der oberen und unteren Hohlvene. Noch später sondern sich aus ihr die Valvula Eustachii und die Valvula Thebesii, welche zuweilen auch noch Spuren ihrer früheren Zusammengehörigkeit erkennen lassen.

Ein Teil des an der hinteren Wand des Vorhofes liegenden Sinus venosus, das sog. Sinusquerstück, erfährt bei dem Menschen eine beträchtliche Reduktion wegen der frühzeitigen Rückbildung der linken

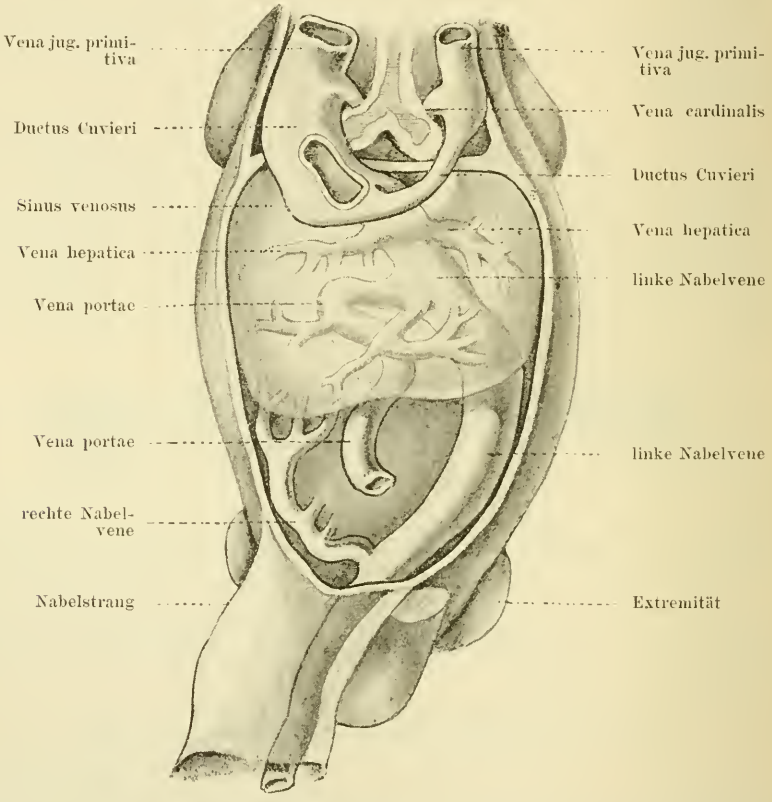


Fig. 283.

Menschlicher Embryo von 10 mm Nackenlänge. Das Herz und die vordere Körperwand sind entfernt, um den Sinus venosus und seine Zuflüsse zu zeigen. Nach His.

oberen Hohlvene. Es persistiert von ihm nur der als Sinus coronarius cordis bekannte Abschnitt, der das Herzvenenblut dem rechten Vorhof zuführt. Eine besondere Mündung, Foramen Thebesii, leitet den Sinus coronarius dorthin.

Die allmähliche Einbeziehung des Sinus venosus in den rechten Vorhof, sowie die meisten an den Valvulae venosae vor sich gehenden Veränderungen sind in der aufsteigenden Tierreihe vorbereitet. Bei den Amphibien wird die Einbeziehung des [illegible]s eingeleitet, bei den Reptilien macht sie weitere

Fortschritte, um bei den Vögeln und Säugetieren sich endlich zu vollziehen. Bei den Monotremen finden sich noch deutliche Reste beider Sinusklappen (Röse).

Die Veränderungen an den Herzohren. Nach der Herstellung des Septum cordis bestehen die Vorhöfe aus den Herzohren und einem Abschnitt des früher unpaaren Vorhofes, des Atrium commune (Figg. 276 u. 281). Aus diesen noch unvollkommenen Abschnitten sollen die Vorhöfe des ausgebildeten Herzens hervorgehen. Es müssen manche Umgestaltungen eintreten, bis aus den Herzohren des Embryo jene des Erwachsenen entstanden sind und der kleine Vorhof jeder Seite sich nach der Entstehung der Scheidewand zu dem grossen Atrium des reifen Organs ausgebildet hat. Abgesehen von der Grössenzunahme wird rechts der Sinus venosus in den Vorhof eingefügt. Dieser Zuwachs erfolgt an der hintern Fläche. Dazu kommt noch das Vorrücken der rechten, obern Hohlvenenmündung auf die obere Wand des Vorhofes. Dadurch entsteht eine kompensatorische Verkleinerung an der vordern Abteilung, die mehr und mehr zurück bleibt und schliesslich das rechte Herzohr darstellt, welches dadurch ein rudimentärer Abschnitt an dem Vorhof des Erwachsenen geworden ist.

An dem linken primitiven Vorhof vollzieht sich die Umgestaltung in verwandter Weise. An dem hintern Umfang mündet in der Nähe des Septum atriorum die ursprünglich einfache Vena pulmonalis (Fig. 281). Sie wird bei der Vergrösserung der linken Vorkammer bis zu der Teilungsstelle in den Vorhof einbezogen. Dann münden zwei Lungenvenen in den Vorhof, deren jede sich wieder teilt. Nach und nach werden auch diese in die Vorhofswand aufgenommen, und so kommen vier Venen zur Einmündung. Das ganze von diesen vier Mündungen eingenommene Feld ist Zuwachs der Vorhofswand durch die Lungenvenen. Linkerseits bezeichnet noch eine Einfaltung der Wand über dem Eingange in das Herzohr die Grenze der alten und neuen Wandstrecke. Der vordere, ursprünglich weite Teil des primitiven Vorhofs wird unter dem Einfluss dieses Vorganges rudimentär und bildet das linke Herzohr.

Die früheste Anlage des Herzens.

Der einfache Herzschlauch, mit dem oben die Schilderung des embryonalen Herzens begonnen wurde, ist bei allen Amnioten und den Knochenfischen das Produkt einer paarigen Anlage. Aus dem visceralen Blatt des Mesoderm entsteht an der ventralen Wand, im Bereich des späteren Kopfdarms jederseits eine Rinne, die Herzrinne. Herzrinne.
Die Wände dieser Rinne bilden später die Muskelwand des Herzschlauches, und Zellen, welche sich von dem visceralen Blatt des Mesoderm gleichfalls loslösen, bilden jederseits einen Endothelschlauch (Fig. 284 punktiert); das Entoderm geht an der Herzrinne vorbei, ohne sich an ihrer Bildung

oder derjenigen des Endothelschlauches zu beteiligen. Jede Herzrinne liegt in einer Höhle, welche schon jetzt als Perikardialhöhle bezeichnet werden darf. Also nicht bloss das Herz, auch die Perikardialhöhle ist in ihrer ersten Anlage paarig. Nach dem Schluss des Herzens und des Vorderdarms vereinigen sich die beiden Herzrinnen zu einer Höhle. Sie rücken einander näher (Fig. 285); die flach ausgebreitete Keimhaut biegt sich ventral zum Schluss des Kopfdarms zusammen und dadurch erfolgt schliesslich in der Mittellinie eine Verschmelzung, wodurch das

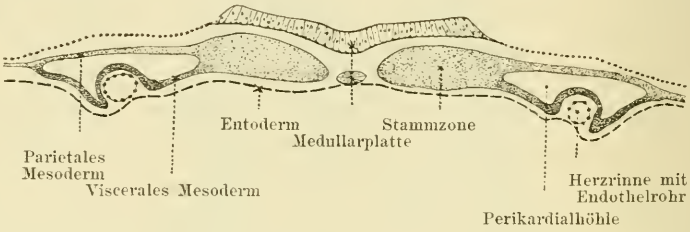


Fig. 284.
Entwickelung des Herzens. Kaninchen. Auftreten der Herzrinne. Nach Strahl.

embryonale Doppelherz der amnioten Wirbeltiere zu einem einheitlichen Herzschlauch verwächst (Fig. 286). Gleichzeitig wird dadurch der Kopfdarm und die Perikardialhöhle geschlossen. Der Herzschlauch, der noch wenig gekrümmt ist, beginnt nun durch starkes Längenwachstum sich in der oben geschilderten Weise zu krümmen. Die Verbindung mit den

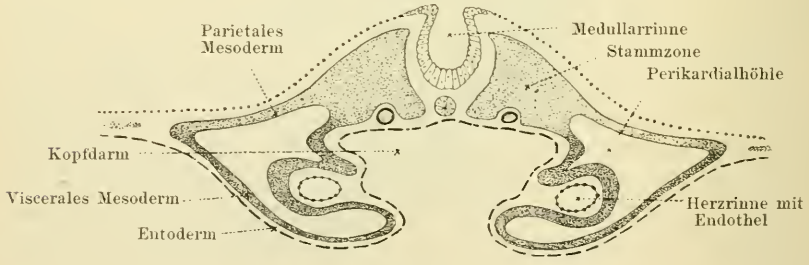


Fig. 285.
Entwickelung des Herzens. Kaninchen. Beginnender Verschluss des Vorderdarms. Herzhälften noch getrennt. Nach Strahl.

zu- und abführenden Gefässen ist vorhanden, denn schon das Doppelherz setzt sich vorne und hinten im Gefässe fort.

Das Herz bleibt mit dem Kopfdarm in Verbindung durch eine paarig angelegte Substanzbrücke, welche ebenfalls dem visceralen Blatt des Mesoderm entstammt. Diese Brücke: Mesocardium posterius, hinteres Herzgekröse (Figg. 286 u. 220), befestigt das Herz an die ventrale Wand des Kopfdarms. Dieses Mesocardium posterius schwindet aber sehr früh im Bereich des Ventrikelteiles. Es tritt Rückbildung ein, sobald

das Venenende des Herzens hinter dem arteriellen in die Höhe steigt. Dann bleibt nur noch der primitive Vorhof durch das Herzgekröse an die Rückwand der Perikardialhöhle befestigt (Fig. 277). Dieses Herzgekröse hängt nach abwärts mit dem Septum transversum (dem primitiven Zwerchfell) zusammen (siehe Seite 366 u. ff. und Fig. 213).

Endothelrohr.

Muskelwand und Endothelwand bilden zwei Röhren; das Endothelrohr steckt in dem Muskelrohr (Fig. 279); es besteht zwischen beiden ein ansehnlicher Raum, der von verzweigten Muskelzellen später ausgefüllt ist. Dieses Endothelrohr ist nicht überall gleich weit, wie oben schon ausgeführt wurde und dabei anfangs isoliert, wie die Figg. 284—286 erkennen lassen. Über die Herkunft des Endothelrohres sind die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen. Manche Forscher glauben eine Abstammung aus dem Entoderm annehmen zu dürfen. — Die oben geschilderte früheste Anlage des Herzens ist bei dem Menschen noch nicht im Einzelnen nachgewiesen. Doch hat äussere Besichtigung bei einem menschlichen Embryo von 2,1 mm gezeigt, dass auch

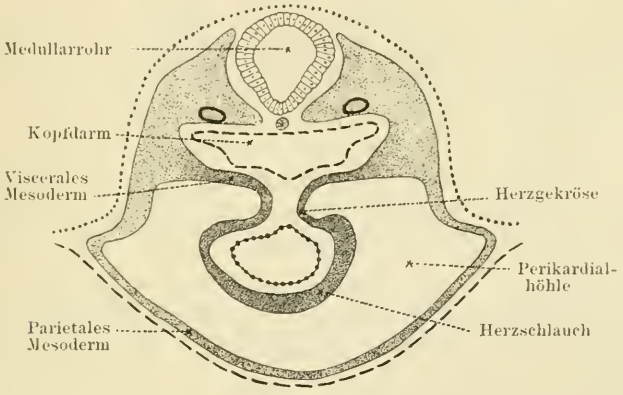


Fig. 286.
Entwickelung des Herzens. Kaninchen. Die Herzhälften vereinigt. Nach Strahl.

bei ihm das Herz paarig angelegt wird. Bei Embryonen von 2,15—2,4 mm ist das Herz schon ein stark gekrümmter Schlauch. Die bilaterale Anlage des Herzens haben Hensen und His unabhängig von einander aufgefunden. Noch früher hat Dareste auf Grund seiner Experimente eine bilaterale Anlage angenommen, allein seine, an künstlich hervorgerufenen Missbildungen gemachten Erfahrungen, wurde die Beweiskraft abgesprochen.

Herzschlauch.

Bei den niederen Klassen der Wirbeltiere legt sich das Herz nicht bilateral an, sondern einfach. In dem ventralen Gekröse, das die beiden Hälften der Leibeshöhle von einander trennt, entsteht ein Rohr, der primitive Herzschlauch. Er ist dorsal befestigt durch ein Mesocardium posterius, ventral durch ein Mesocardium anterius. Das Mesoderm liefert später auch das Pericardium viscerale. Diese Art der Anlage ist zweifellos die ursprüngliche. Sie besteht noch heute bei den Selachiern, Ganoiden, Amphibien und Cyclostomen und wurde bei den Amnioten verlassen, weil die mächtige Entwickelung des Nahrungsdotters eine flache Ausbreitung der Keimhaut herbeiführen musste (Rabl). Dadurch sind bei den Amnioten

jene Teile, welche die ventrale Wand des Kopfdarmes später ausmachen, in zwei, weit auseinanderliegende Teile der Keimhaut verlegt worden. Wenn daher zu dieser Zeit schon die Herzbildung vor sich geht, müssen zwei Herzrinnen entstehen, die gleich dem Kopfdarm nachträglich verschmelzen. — Die Thatsache, dass bei den Säugern trotz der Kleinheit des Eies das Herz dennoch paarig angelegt wird, gilt allgemein als ein Beweis, dass die Eier der Säuger durch Reduktion des Dotters aus einem meroblastischen, also mit viel Nahrungsdotter versehenen Ei, hervorgegangen sind. Die Entdeckung des dotterreichen Eies der Monotremen rechtfertigt diese Annahme.

Mayer, P., Anat. Anz. Bd. 9. 1894. — His, Anat. menschl. Embryonen. Bd. 3. — Röse, C., Morph. Jahrb. Bd. 15. 1889. — Born, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33.

b) Entwickelung des Arteriensystems.

Die Aortenbogen.

Der Truncus Aortae[1]), die Fortsetzung der Bulbus aortae, entsendet nach und nach mehrere paarige, im Bogen verlaufende Äste, die Aortenbogen, welche aufsteigend durch die Kiemenbogen hindurchlaufen, zur hinteren Wand des Kopfdarms gelangen und sich jederseits zu einer Aorta descendens vereinigen. Jede derselben verläuft dann der Chorda dorsalis entlang kaudalwärts. Es sind dies die primitiven Aorten[2]), welche sich später zu einem einzigen Stamme, der unpaaren Aorta verbinden. Bei menschlichen Embryonen von 2,15 mm Länge (12. Tag) entspringen aus dem Truncus Aortae zwei Bogen, ein linker und ein rechter, welche den Kopfdarm umgreifen und sich dann in die primitiven Aorten fortsetzen. Mit der weiteren Ausbildung des Kopfes folgen rasch mehrere: bei Embryonen von 5 mm Nackenlänge sind schon fünf Aortenbogen entstanden und alle eine kurze Zeit miteinander vorhanden (Fig. 287) und von Blut durchströmt. Der Ursprung aus dem Truncus Aortae gliedert sich dabei in folgender Weise: ein oberer kurzer Stamm giebt die zwei oberen Aortenbogen jeder Seite ab, ein unterer die drei folgenden (His). Bei dem menschlichen Embryo von 7 mm sind manche Einzelheiten bereits abgeändert. Der obere Stamm giebt folgende, paarweise vorhandene Äste ab: 1. einen Ast zu dem Unterkieferbogen; 2. einen Ast zu dem Hyoidbogen; 3. einen Karotidenbogen; 4. einen Bogen für die Aorta descendens. Der untere Stamm geht in die beiden Lungenbogen über (Fig. 287). Mit dem Eintritt der Nackenkrümmung werden die ersten und zweiten Bogen jederseits zurück gebildet. Auch aus der übrigen Reihe geht noch einer verloren, der ursprünglich fünfte, sodass der spätere fünfte eigentlich der sechste ist. Um diese zahlreichen Änderungen übersichtlich darstellen zu können, sind schematische Figuren ersonnen worden, welche so angeordnet sind, als ob alle Teile dieses zusammengesetzten Gefässapparates in einer und derselben Ebene lägen (Fig. 288), was bekanntlich nicht der Fall ist. Richtig ist an

[1]) Auch vordere Aorta genannt. — [2]) Auch hintere Aorten genannt.

solchen schematischen Figuren, dass ein aufsteigender Truncus Aortae die Bogen entlässt und eine Aorta descendens dieselben aufnimmt. Die Nomenklatur bezeichnet jene Gefässstrecken, welche von der embryonalen

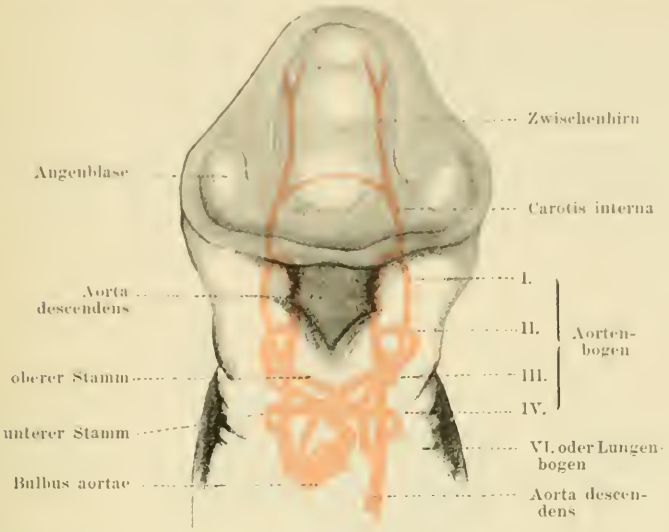


Fig. 287.

Menschlicher Embryo von 4,2 mm Länge. Vorderkörper; ventrale Seite mit der Mundbucht, mit Truncus aortae, Aorta adscendens, descendens und fünf Aortenbogen, Nr 1—6. Nr. 5 nicht angegeben.

Aorta adscendens ausgehen, als vordere Wurzeln; jene, welche in die Aorta descendens ausmünden, als hintere Wurzeln, und die dazwischen liegende Bahnstrecke als Bogen.

In der schematischen Figur sind sechs Bogen bilateral symmetrisch so dargestellt, dass aus dem Aorta adscendens jeder Seite die Bogen sich zu der Aorta descendens wenden und sich in dieselbe ergiessen. Die aufsteigenden kommen aus dem Truncus Aortae, der aus der Herzkammer entspringt und ventral liegt. Die absteigenden Aorten vereinigen sich unten zu der unpaaren Aorta descendens. Ein Teil dieser Bogen, sowie Teile der absteigenden Aorten verschwinden durch Rückbildung, sobald im weiter ausgebildeten Zustand

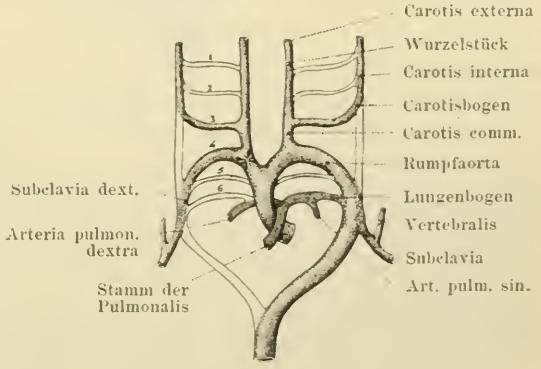


Fig. 288.

Schema der Umwandlung der arteriellen Gefässanlagen in die späteren Bildungen. Die schwindenden Strecken sind weiss gelassen. * Truncus anonymus.

ihre embryonale Funktion aufhört. Die Fig. 288 stellt das Aortensystem in seinem primären und seinem sekundären Zustande zugleich dar. Die schwindenden Strecken sind weiss gelassen, die dauernden sind dunkel gehalten. Bei dem Menschen wie bei den Säugern bleiben nach dem Verschwinden der ersten beiden Bogen und der Rückbildung des fünften Bogens noch drei gleichartige Bogenpaare in Funktion. Der erste dieser dauernden Bogen (in der primitiven Reihe der dritte), (Fig. 288), der Karotidenbogen verliert dorsal jederseits seine Verbindung mit dem folgenden, weil ein Wurzelstück der Aorta descendens ausfällt. Nunmehr ist ein Doppel-Gefäss entstanden: das eine, aus den ventralen Wurzelstücken liefert die Carotis externa; das andere, aus dem ersten dauernden Aortenbogen und den hinteren Wurzelstücken liefert die Carotis interna. Diese beiden Gefässe kommen aus einem gemeinschaftlichen Stamm (Fig. 288), der sich später verlängert und zur Carotis communis wird.

Der 4. Aortenbogen erfährt auf jeder Seite eine verschiedene Ausbildung. Der linke Bogen erhält eine beträchtliche Entwickelung, er wird zur definitiven Aorta des Rumpfes. Man kann ihn deshalb den Rumpfbogen nennen. Aus ihm entfaltet sich links ein grösserer Zweig, er stellt die Arteria subclavia dar, die sich in einem aufsteigenden Ast, die Arteria vertebralis, und in einen absteigenden, die Arteria axillaris teilt. Der rechte (4.) Rumpfbogen liefert die Anonyma (vorderes Wurzelstück), welche die Carotis communis dextra und die Subclavia abgiebt. Der rechte Rumpfbogen ist im Vergleich zu dem der anderen Seite von geringer Stärke, aber wie links, gehen aus ihm durch Teilung die Arteria vertebralis und die Arteria axillaris hervor.

Der 5. Aortenbogen geht, wie die beiden ersten Bogenpaare frühzeitig zu Grunde auf beiden Seiten. Die genaueren Verhältnisse dieses auch beim Menschen aufgefundenen Bogens sind folgende. An der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Drittel des 4. Bogens geht ein an Stärke dem Hauptgefäss wenig nachstehender Ast ab, verläuft parallel, um sich später mit dem 4. Bogen wieder zu vereinigen. Diese Eigentümlichkeit findet sich auf beiden Seiten (Fig. 288).

Der 6. Aortenbogen liefert den Pulmonalis- oder Lungenbogen; er bildet eine Fortsetzung der aus dem Aortenbulbus entstandenen Arteria pulmonalis (später Ductus arteriosus Botallo, Fig. 289).

Die primitive Aorta adscendens sendet vom 1. Aortenbogen aus einen Zweig gegen die Basis des Zwischenhirns und gegen das Auge: es ist dies die obere Fortsetzung der in ihrem unteren Teil schon beschriebenen Carotis interna. In Fig. 287 ist diese obere Fortsetzung zu sehen, in der Fig. 288 der Anfang der Carotis interna.

Das Endothelrohr, welches die erste Anlage aller Gefässe darstellt, beginnt bei der Aorta verhältnismässig früh sich in eine Arterie mit kompli-

zierter Wandung umzuändern. Dies geschieht zunächst durch konzentrische Anordnung des Mesoderm.

Die Kenntniss des merkwürdigen Aufbaues der Hals- und Kopfgefässe und ihrer Umwandlungen bei den Amnioten beruht fast ausschliesslich auf den grundlegenden Untersuchungen Rathkes. Er hat die grosse Übereinstimmung in der Anlage des Kopf- und Halsgefässsystems durch das Wirbeltierreich nachgewiesen, so sehr auch der weitere Ausbau verschieden gestaltet sein mag. In der neuesten Zeit hat diese Übereinstimmung sich noch weiter verfolgen lassen. Bei Amphibiern und Dipnoern wurden sechs Aortenbogenpaare festgestellt und ebensoviele nunmehr bei den Amnioten, während früher nur fünf bekannt waren. Zunächst wurde bei den Sauropsiden, dann bei den Säugetieren und dem Menschen zwischen dem vierten und fünften Aortenbogenpaar noch ein Bogen aufgefunden. Dieses neuentdeckte Aorten-

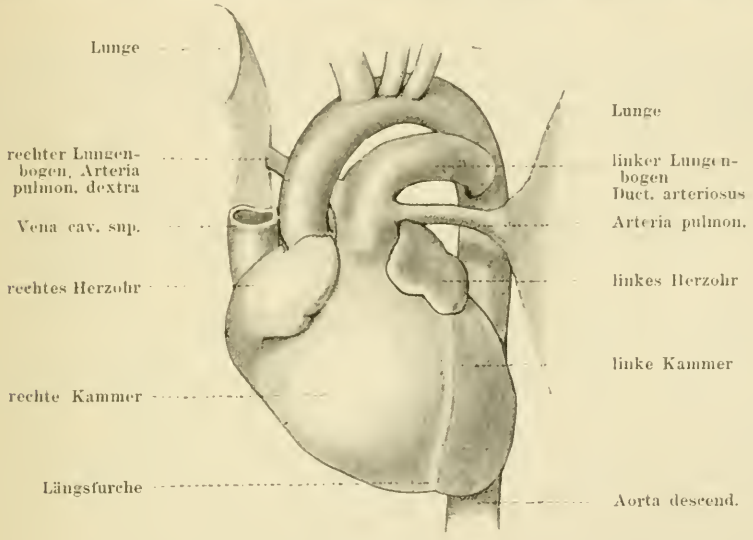


Fig. 289.
Herz eines Neugeborenen, injiziert, von vorn gesehen.

bogenpaar entspricht dem fünften Aortenbogenpaar der Amphibienlarven. Mit dem Nachweis von sechs Bogenpaaren bei den amnioten Wirbeltieren und dem Menschen ist die Schwierigkeit bei der Vergleichung der Bogen und der Homologisierung der Arteriae pulmonales der Anamnier mit denen der Amnioten beseitigt. — Der Aortenbogen kann verengt und sogar verschlossen sein dort, wo er in die Aorta thoracica übergeht, also in der Nähe des Ductus arteriosus. Anastomosen sind dennoch imstande, das Leben zu erhalten.

Der Ductus arteriosus (Botallo) der systematischen Anatomie entsteht aus dem linken sechsten Aorten- oder Lungenbogen und spielt während des ganzen uterinen Lebens eine hervorragende Rolle, während der rechte sechste Bogen nur in seinem Anfangstück als rechter Ast der Arteria pulmonalis erhalten bleibt. Die Entstehung des Stammes der Arteria pulmonalis vollzieht sich, wie bei der Entwickelungsgeschichte

des Herzens mitgeteilt wurde (siehe dort), durch Abspaltung aus dem Truncus Aortae. Der Ductus arteriosus ist bei dem Fötus ein beträchtliches Gefäss, das in die Aorta descendens einmündet (Fig. 289).

Verschluss des Ductus arteriosus.

Der Verschluss des Ductus arteriosus erfolgt bald nach der Geburt und wird durch Wucherungen des Bindegewebes der Intima und auch der Media eingeleitet. Dieser Vorgang beginnt in der Mitte des Kanales und setzt sich von da nach beiden Enden fort (Langer). Die Umwandlung in einen fibrösen Strang erfolgt später. Selten bleibt der Ductus arteriosus offen. Bevor durch Gewebsneubildung der Verschluss erreicht wird, soll ein mechanisches Moment die Strömung des Blutes verhindern. Man denkt an die erste Inspiration, bei der im Thorax die verschiedensten Veränderungen mit einem Male Platz greifen, namentlich eine Ortsbewegung der Lungen, Tieferstellung des Zwerchfelles und Heben des Brustbeines.

Die Arteria vertebralis ist ein Ast der Arteria subclavia, der sich kranialwärts wendet (Fig. 288). Die Arteria vertebralis entsteht im Anschluss an den 4. Bogen. Allein dieser Abschnitt der Wirbelschlagader liefert nicht das ganze aus der systematischen Anatomie her bekannte Gefäss, sondern nur den Halsteil: Arteria vertebralis cervicalis. Ihre Fortsetzung zu dem Gehirn, die Arteria vertebralis cephalica genannt, entsteht hoch oben dicht am 1. Spinalnerven, unabhängig von dem unteren Abschnitt, aber beide Abschnitte treten nachträglich miteinander in Verbindung. Die Arteria vertebralis cephalica kommt aus einer der kleinen segmentalen Arterien, welche aus dem hinteren Wurzelstück, vom 3. Aortenbogen nach abwärts, in regelmässigen Zwischenräumen, den einzelnen Urwirbeln entsprechend, entstehen. Die zwei vordersten gehören der Hinterhauptsregion des Schädels an. Die zweite setzt sich als Arteria vertebralis cephalica (His) in die zunächst paarige Basilararterie des Gehirns fort und verbindet sich mit dem Endzweig der Carotis interna. Durch Verschmelzung der beiden Arteriae vertebrales cephalicae entsteht eine einfache Basilararterie. Der Halsteil der Arteria vertebralis entsteht aus einer Längsanastomose, die kopfwärts in die Arteria vertebralis cephalica übergeht, kaudalwärts mit der Subclavia verbunden ist und die aus dem hinteren Wurzelstück entstandenen segmentalen Arterien miteinander verbindet. Diese verlieren wegen ungünstiger Stromverhältnisse ihren ersten Zusammenhang und gewinnen in dem Längsstamm eine neue Verbindung. Dieser Längsstamm, von dem ebenfalls segmentale Arterien ausgehen, ist der Halsabschnitt der Wirbelschlagader.

Arteria subclavia. Jene Arterie, welche unter den segmentalen Halsgefässen der Anlage des sechsten Halswirbels entspricht, ist die Arteria subclavia. Sie entsendet einen Ast in die Extremitätenplatte, der als eine centrale Arterie die Anlage der vorderen Extremität durchzieht (Kaninchen vom 12. Tag). Bei menschlichen Embryonen von 2,5 cm—6 cm Scheitel-Steisslänge sind die grossen Gefässe der Extremität

bereits ausgebildet. An dem kleinsten Objekte (2,5 cm Länge) ist die Arteria brachialis bereits in ihrer normalen Lage zu dem Nervus medianus und in der Regio axillaris gehen Arteria subscapularis, Arteria circumflexa humeri post u. s. w. von dem Hauptgefäss ab.

Das primäre Gefäss des Vorderarmes verläuft axial zwischen den Anlagen der beiden Vorderarmknochen, es wird später reduziert als Arteria interossea externa erhalten. Dieses primäre Gefäss tritt früher auf als die Arteria ulnaris. Es ist das Stammgefäss; die Radialis, die Recurrens ulnaris, die Interossea externa und die Ulnaris sind als Seitenzweige zu betrachten. Auf der folgenden Stufe entsteht auf Kosten dieses primären Gefässes eine Arteria mediana. Ihr gehört anfänglich der oberflächliche Hohlhandbogen an. Erst bei den Halbaffen und Primaten wird er von der Arteria ulnaris und teilweise auch von der Arteria radialis übernommen. Auf der letzten Stufe erfolgt die Rückbildung der distalen Partie der Mediana bei gleichzeitiger Vergrösserung der Art. radialis. Die Stammesgeschichte der Arterien des Armes lässt sich also auch ontogenetisch nachweisen; denn der Gefässapparat der oberen Extremität ist zu keiner Zeit ein regelloses Netz, sondern eine durch Vererbung geregelte Gefässbahn, die von einfachen Formen zu reicherer Gestaltung fortschreitet. Dasselbe gilt von der unteren Extremität. In Übereinstimmung mit solch gesetzmässiger Änderung steht die Beobachtung, dass bereits in sehr frühen Entwickelungsstadien beim Menschen gewisse Varietäten einseitig oder beiderseitig angetroffen werden. Sie sind also ererbt und entstehen nicht durch Zufälligkeiten während der Ontogenie (Ruge, Morph. Jahrb. Bd. IX. 1884.)

Die segmentalen Arterien des Rumpfes. Es entstehen 15 segmentale Arterien in regelmässiger Folge und paarig aus der Aorta descendens, welche ähnlich den Arteriae intercostales verlaufen. Die segmentale Arterie des letzten (7.) Cervikalsegmentes und des ersten, unter Umständen auch des zweiten Brustsegmentes, welche in der frühesten Zeit auftreten, bilden sich zurück, während ihre Verzweigungen von einem sekundär entstandenen Gefäss, dem Truncus costocervicalis übernommen werden. Die Arterien der folgenden Segmente bis zum 4. Lumbalsegment inbegriffen, bleiben zeitlebens erhalten und entwickeln sich weiter.

Arteria iliaca communis. Diese Arterie erhält früh einen beträchtlichen Umfang, weil sie gleichzeitig das Blut für die Arteria umbilicalis führt. Ursprünglich ist zwar die Nabelarterie ein selbständiges Gefäss, das aus dem ventralen Umfang der Aorta oder der beiden Aorten, solange sie in der hintersten Region des Körpers noch nicht vereinigt sind, ihren Ursprung nimmt; bald jedoch erfolgt von einer der segmentalen Arterien im Gebiet der Anlage der hinteren Extremität aus, bei dem Menschen wahrscheinlich die Arterie des 4. Lumbalsegmentes, die Entwickelung eines Gefässes, das mit der Nabelarterie in Verbindung tritt (Kaninchenembryonen, 11.—12. Tag). So gelangt die Nabelarterie in das Gebiet der Arteria iliaca. Diejenige Arterie, welche die Schlagader für die hintere Gliedmasse abgiebt, ist nun aber zunächst nicht

Arteria ischiadica.

die Arteria femoralis des ausgebildeten Individuums, sondern eine Arteria ischiadica, welche mit dem Plexus ischiadicus und seiner Fortsetzung, dem Nervus ischiadicus, verläuft. Sie gelangt der späteren Rückseite des Oberschenkels entlang bis in die Kniekehle, um sich von da aus auf den Unterschenkel als primäre Peronaea fortzusetzen. Die Arteria ischiadica der Embryonen des Menschen entspricht der gleichnamigen Hauptschlagader der hinteren Gliedmasse bei Reptilien und Amphibien.

Die Arteria femoralis kommt erst später zur Entwickelung, als ein Zweig der A. iliaca. Sie erstreckt sich zuerst nur auf den der Bauchseite des Embryo zugewendeten Teil des Oberschenkels, wächst jedoch rasch distalwärts an der Innenseite der Oberschenkelknorpels vorbei in die Kniekehle, wo sie sich mit der Arteria ischiadica verbindet. Nun erweitert sich die so gebildete Arteria femoralis rasch, während der Oberschenkelabschnitt der Arteria ischiadica zu Grunde geht. Es stellt sich auf diese Weise das definitive Verhalten her. Von der ersten embryonalen Hauptschlagader der unteren Gliedmasse, der A. ischiadica, erhält sich nur ein kurzes Stück als A. glutaea inferior s. ischiadica. Der segmentale Charakter der Arterie der hinteren Gliedmasse ist bei den Säugern fast vollständig verwischt. Viel deutlicher ist er bei Reptilien und den urodelen Amphibien (Hochstetter).

Die Arterien der Urniere und der Niere.

Die Aorta entlässt beiderseits eine Reihe, ursprünglich wohl segmental angeordneter Zweige zur Urniere, welche mit dem Untergang dieses Organs ebenfalls verschwinden. Ein Zweig, welcher die Geschlechtsdrüse versorgt, persistiert als Arteria spermatica interna. Die Nieren besitzen, solange sie auf der Wanderschaft vom Becken zu ihrer definitiven Stelle in die Regio lumbalis hinaufsteigen, keine Arterienzweige. Erst wenn sie an Ort und Stelle angelangt sind, erhalten sie von der Aorta aus, gewöhnlich einen Arterienast zugeteilt.

Arteria spermatica interna.

Die Arterien des Darms sind ursprünglich in grösserer Zahl, paarweise, vorhanden. Sie bilden sich bei dem Menschen und vielen Säugetieren bald auf drei unpaare Stämme zurück: auf die Arteria coeliaca, auf die Arteria omphalo-mesenterica (später Arteria mesenterica superior) und auf die Arteria mesenterica inferior (Fig. 290). Die Umwandlung hängt mit der Bildung des Urdarmgekröses und dem Schluss des Darmrohres zusammen. Wenn sich die Darmrinne von der Wirbelsäule entfernt, vereinigen sich die beiden Dottersack-Gekröseschlagadern, die Arteriae omphalo-mesentericae zu einem gemeinschaftlichen Stamm. Er teilt sich aber nach einer kurzen Strecke aufs neue in zwei Äste, welche um das nunmehr geschlossene Darmrohr herumziehen und ventral vom Darm sich verbinden, worauf das Darmrohr von einer Gefässschlinge umgeben ist. Der linke Schenkel der Schlinge wird bald zurückgebildet. Der unpaar gewordene Stamm der Arteria omphalo-mesenterica verläuft nun an der rechten Seite des Darmes vorbei zum Nabel. Mit der Rückbildung des Dottersackkreislaufes schwindet die Arteria omphalo-mesen-

Arteria coeliaca.

terica in ihrem peripheren Abschnitt; der im Gekröse verlaufende entlässt zahlreiche Zweige an den Darm und wird später zu dem Hauptstamm der Arteria mesenterica superior.

Im Bereich des Arteriensystems treten zahlreiche Abnormitäten auf, von denen manche als Theromorphien in das Gebiet der Atavismen gehören. Es gilt als oberste Regel für ihre Beurteilung, dass sie nicht zufällige, der Willkür der Natur folgende, sondern ganz bestimmten Gesetzen unterworfene Bildungen sind. Als Tierähnlichkeit gilt mit Recht das Vorkommen eines linken und eines rechten Aortenbogens, welche das Blut in die unpaare Aorta leiten, wie bei Atavismus.

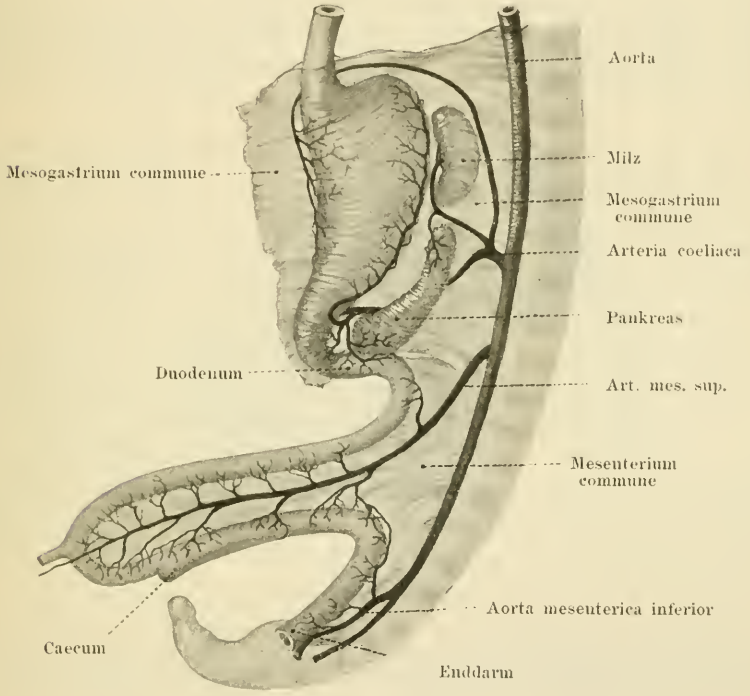


Fig. 290.

Die Arterien des Darmrohres. Menschlicher Embryo von 6 Wochen. 16 mal vergr. Nach Toldt.

den Reptilien. Der Ursprung der Carotis sinistra aus der Art. anonyma erinnert an das Verhalten bei Insektivoren und Affen, bei denen eine solche Anordnung die Regel bildet. — Andere Abnormitäten gehören in das Gebiet der Hemmungsbildungen, wie die Erhaltung des rechten vierten Bogens als Rumpfaorta statt des linken (bei Situs inversus). Manche Abnormitäten sind zur Zeit einer Deutung nicht zugänglich, wie z. B. jene, welche man als Wiederkauer-, als Walfisch-Varietät u. s. w. bezeichnet hat.

Boas, Morph. Jahrb. Bd. 13. 1888. — Hochstetter, ebenda. Bd. 16. 1890; und Ergebnisse von Merkel und Bonnet, 1891 — Popowski, Anat. Anz. 1893. — Zuckerkandl, Anat. Hefte. Bd. 4. 1894. Bd. 5. 1895.

c) Entwickelung des Venensystems.

Man unterscheidet an dem Embryo, im Gegensatz zu dem Erwachsenen „Körpervenen", die in dem Körper des Embryo entstehen, und Aussenvenen, die von aussen her, von dem Dottersack und der Allantois, oder bei dem Menschen, den Affen, einigen Nagern durch den Bauchstiel, von der Placenta her, in den Embryo gelangen. Unter den Körpervenen sind in erster Linie die primitiven Jugular- und die Kardinalvenen, dann die Sammelgefässe: der Ductus Cuvieri und der Ductus venosus, endlich die später auftretende Vena cava inferior zu nennen. Unter den Aussenvenen treten zuerst die Dottervenen, Venae omphalo-mesentericae, auf, dann die Nabelvenen (Venae umbilicales), von denen die linke bis zur Geburt erhalten bleibt.

Bei dem Menschen gehen in der frühesten Periode des Fruchtlebens fast sämtliche Körpervenen in zwei paarige, auf beiden Seitenhälften des Körpers symmetrisch verteilte Venenstämme über. Das eine Paar entspringt mit vielen Zweigen in dem Gehirn und seinen Häuten, läuft dorsal von den Kiemenspalten nach hinten und biegt gegen das Herz hin. Diese vorderen Stämme heissen primitive Venae jugulares oder Jugularvenen; die beiden anderen Stämme entspringen im Schwanzende des Embryo und laufen an der dorsalen Rumpfwand, die Aorta zwischen sich nehmend, nach vorn. Sie heissen Venae cardinales, Kardinalvenen. Auf jeder Seite fliessen die Jugular- und die Kardinalvenen zu einem kurzen Kanal zusammen, der hinter dem Herzen herabsteigt: Ductus Cuvieri (Fig. 291). Diese beiden Kanäle konvergieren und treten dicht hinter dem Herzen in den Sinus venosus, in einen kurzen Kanal, der sich in die Vorkammer des Herzens rechts einsenkt.

Wie das Arteriensystem, so ist auch das Venensystem des Erwachsenen verschieden von demjenigen des Embryo. Das Venensystem wird ebenfalls wiederholt umgebaut; dabei ist zu beachten, dass alle grossen Venenstämme paarig und symmetrisch angelegt werden, wodurch namentlich im Gebiet der Vena cava superior bedeutende Umwandlungen notwendig werden, um den bleibenden Zustand mit einer einzigen Vena cava superior herbeizuführen. Von der Regel der paarigen symmetrischen Anlage ist nur die Vena cava inferior ausgenommen, die jedoch verhältnismässig spät gebildet wird. Mit ihrem Auftreten wird die in dem Venensystem vorhandene Symmetrie (Fig. 292 *A* und *B*) zerstört. Es wird nunmehr asymmetrisch durch Überleitung des Blutes von der rechten Seite auf die linke. Wie bei dem Arteriensystem so gilt auch bei dem Venensystem der Satz, dass niemals ein indifferenter Zustand besteht. Es sind stets typische Gefässe vorhanden, die nach einer alten, durch Vererbung gefestigten Regel, auftreten und dann später

umgebaut werden. Es entstehen sekundäre und tertiäre Gefässe, welche der primären Anlage des Venensystems folgen.

Die primitive Vena jugularis ist schon bei dem menschlichen Embryo von 4 Wochen (7 mm Länge) ein beträchtliches Gefäss, wie alle embryonalen Venen, und macht auffallende Wandelungen durch. Sie zieht zuerst medial von sämtlichen Anlagen der Kopfvenen, dem Hirnrohr entlang. Dann tritt eine Versetzung dieser Vene auf, sodass sie lateral von den Kopfnerven und den Ganglien zu liegen kommt. Sie ist dem Hirnrohr dabei eng angeschlossen und nimmt an der ventralen Seite der Augenblasen eine Vene auf; bei älteren Embryonen (von 15 mm Scheitelsteisslänge) treten an einigen Stellen Verbindungen dieser beiden primitiven Jugularvenen untereinander auf. Mit dem Nervus facialis

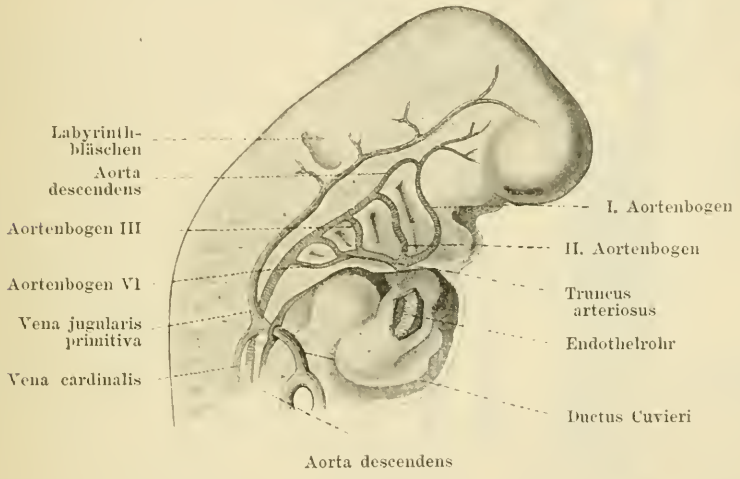


Fig. 291.

Menschlicher Embryo, durchsichtig gedacht, das Pericardium abgetragen; Vorderkörper von der rechten Seite gesehen mit dem Truncus arteriosus, fünf rechtsverlaufenden Aortenbogen, der Aorta descendens dextra und den primitiven Jugularvenen. Nach His.

verlässt ein ansehnlicher Ast, die Vena jugularis anterior, jederseits die Schädelhöhle. Die primitiven Jugularvenen ziehen der Vaguswurzel entlang, queren den Hypoglossus und gelangen schliesslich an dem Hals herab zu den Ductus Cuvieri. In der Nähe der Vaguswurzel kommen ansehnliche Zuflüsse des Blutes in die primitiven Jugularvenen vom Hinter- und Nachhirn her. Sobald der Knorpelschädel angelegt ist, geht die primitive Jugularvene durch das Foramen jugulare. Demnächst kommt es zur Herstellung einer Anastomose zwischen der Vene, welche mit dem Nervus facialis (Vena jugularis anterior) den Schädel verliess und der primitiven Vena jugularis. Bald obliteriert aber die Vena jugularis anterior, wodurch die neben dem Vagus durch das Foramen jugulare austretende Vena jugularis interna, wie sie von nun an

heisst, die einzige, abführende Blutbahn des Schädels darstellt. Schon bei dem dreimonatlichen Fötus finden sich durchweg Verhältnisse, wie sie der Erwachsene aufweist, mit Ausnahme des Sinus cavernosus, der noch durch ein einfaches Gefäss dargestellt ist.

Der wiederholte Umbau bei der Entstehung der primitiven Vena jugularis wird nur durch Vergleichung verständlich. Bei den Selachiern bildet sich auch zuerst eine mediale und dann eine laterale Bahn der primitiven Jugularvene in der ganzen Länge des Hirnrohres aus. Die Kopfvenen der Amphibien zeigen in der Entwickelung ebenfalls zwei solche aufeinander folgende Venenbahnen. Bei den Reptilien stimmen die Verhältnisse ebenfalls in der Hauptsache mit den tiefen Klassen, noch mehr bei den Vögeln. Bei den Säugern bis hinauf zum Menschen wiederholt sich derselbe Prozess mit wenig Abänderungen. Trotz der abgekürzten Entwickelung bei der höchsten Wirbeltierklasse ist jedes Wesen doch an die alte Art der Herstellung gebunden und muss dieselben primitiven Venen herstellen, um auf die Höhe seiner Organisation zu gelangen.

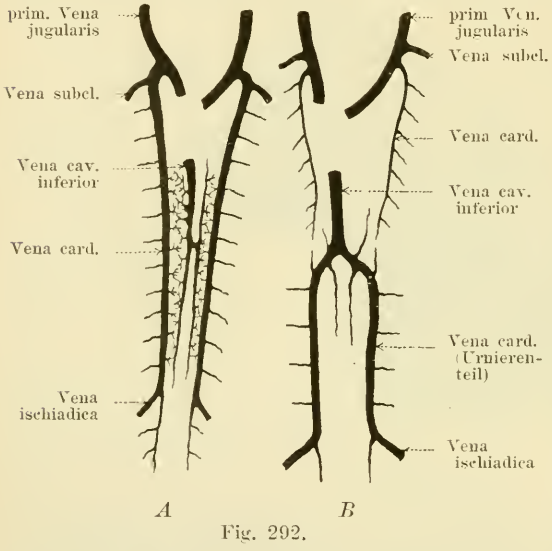


Fig. 292.

Das Venensystem des menschlichen Embryo auf den beiden ersten Stufen der Entwickelung. Schematisch.

Der Stamm der nunmehr hergestellten Vena jugularis interna, der aus dem Halsteil der primitiven Jugularvene hervorgegangen ist, wird bei den Primaten der Hauptstamm für das aus dem Gehirn zurückkehrende Blut (Fig. 292). Die Vena jugularis externa bildet sich später unabhängig von der Jugularis interna aus und steigt in den Weichteilen an der Seite des Halses herab. Die Vena jugularis externa und interna vereinigen sich dann auf jeder Seite zu einer Vena jugularis communis, welche die Vena subclavia aufnimmt (Fig. 292 A). Mit dem rapiden Wachstum des Kopfes, des Halses und der Extremitäten bilden sich sehr bald diese Venenstämme beträchtlich aus, sodass die Grenze zwischen ihnen und den Ductus Cuvieri für das Auge schwindet und von dem Zusammentreffen der Vena jugularis communis und der Vena subclavia an, der Ductus Cuvieri jeder Seite als rechte und linke obere Hohlvene bezeichnet wird. Bei manchen Säugetieren (Fledermäusen und vielen Nagern), bei den Reptilien und gewissen Batrachiern bestehen dann für einige Zeit zwei Venae cavae superiores, eine rechts und eine links. Aber jede dieser oberen Hohlvenen, welche wie aus einem

Guss zu bestehen scheinen, ist dennoch aus zwei Teilen zusammengesetzt: aus einem Stück der primitiven Jugularis und aus dem Ductus Cuvieri der entsprechenden Seite. Die linke Vena cava superior verläuft bei Reptilien, Vögeln und vielen Säugetieren um die hintere Wand des linken Vorhofes, in dem Sulcus transversus des Herzens entlang zum rechten Vorhof, wobei sie verschiedene Herzvenen aufnimmt. Bei anderen Säugetieren dagegen, wie den Wiederkäuern und den Primaten kommt es zur Reduktion der linken oberen Hohlvene auf folgende Weise. Zwischen den beiden Jugularvenen bildet sich dort, wo die beiden Venae subclaviae hinzutreten, eine quere Anastomose aus (Fig. 293 *A* †). Die Vorbereitungen beginnen schon beim Embryo von 10 mm Länge. Es zeigen sich mehrere ventral liegende anastomosierende Äste, aus denen einer zu der Haupt-Anastomose zwischen den beiden oberen Hohlvenen sich vergrössert. Diese Anastomose erweitert sich, indes der zwischen ihr und dem Herzen befindliche Teil der linken Vena cava superior sich immer mehr verengert und endlich durch Resorption bis auf einen kleinen, aber wichtigen Rest schwindet (Fig. 293 *B*). Nunmehr führt die Anastomose alles Blut der linken Vena jugularis nach rechts hinüber. In der systematischen Anatomie wird jene Anastomose im ausgebildeten Zustande als Vena anonyma sinistra bezeichnet (in Fig. 293 *B* bereits ausgebildet). Von der linken oberen Hohlvene bleibt die in der queren Herzfurche liegende Endstrecke bestehen, soweit Herzvenen in sie einmünden. Dieser Abschnitt ist weit, stellt den Sinus coronarius dar und ergiesst sich, geschützt durch die Valvula Thebesii, in den rechten Vorhof (Fig. 293 *B*).

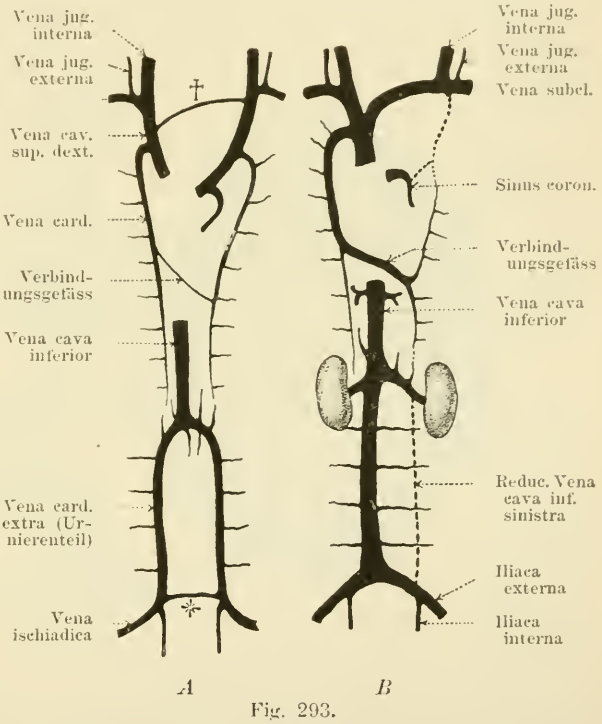


Fig. 293.

Das Venensystem des menschlichen Embryo auf den letzten Stufen der Entwickelung. Schematisch. ⁜ Verbindungsgefäss zwischen den Venae cardinales.

Doppelte Vena cava superior.

Die Genesis des oberen Hohlvenensystems erklärt befriedigend die Fälle von Verdoppelung der Vena cava superior bei dem Erwachsenen. Bis zum vierten Monat zeigt der menschliche Fötus die obere Hohlvene noch paarig. — Die linke obere Hohlvene verschwindet, abgesehen von dem Sinus coronarius, der ja erhalten bleibt, nicht ganz spurlos. Es bleibt ein ligamentöser Faden, das Ligamentum venae cavae, nachweisbar, das in eine Perikardialfalte eingeschlossen ist (J. Marshalls Vestigial fold of the Pericardium). In allen Fällen von Vena cava superior duplex bleibt wohl die Anlage der transversalen Verbindungsastes (Fig. 293 *A* †) aus). Die linke obere Hohlvene geht nach Aufnahme einer Vena azygos sinistra vor dem Aortenbogen und der Lungenwurzel herab.

Die Kardinalvenen sind die Venen der von den Ductus Cuvieri kaudalwärts befindlichen Rumpfabschnitte und der Urnieren. Da die Ductus Cuvieri im Laufe der Entwickelung mit der Wanderung des Herzens ebenfalls ihre Lage ändern, muss auch die Zusammenflussstelle der beiden Kardinalvenen kaudalwärts wandern, ein Umstand, der nicht ohne Einfluss auf das Verhalten jener anderen Venen bleibt, welche in der Nähe des Herzens münden, wie die Vena omphalo-mesenterica, die Venae revehentes (später Lebervenen), die Nabelvenen, der Ductus venosus (Aranzi) u. a. m. Die Kardinalvenen (Fig. 292 *A*) verlaufen dorsal von den Urnieren, an die dorsale Seite des Wolffschen Ganges angeschlossen und erhalten folgende Zuflüsse:

1. Die Venen der Rumpfwand. Diese besitzen eine segmentale Anordnung (Fig. 292 *A* und *B*), welche so lange erhalten bleibt, als die Verschiebungen durch das Herz nicht allzugross sind. Im Anfang ist die Zahl der einmündenden segmentalen Venen grösser, als später, denn es ergiessen sich auch segmentale Venen der Cervicalregion in die Kardinalvene: bei dem Kaninchen des 11.—12. Tages noch sechs; am 13. Tage nur mehr die zwei letzten Venen der Cervicalregion, weil mit dem Herzen auch die Kardinalvenen sich verschieben. Mit den segmentalen Venen der Rumpfwand ergiesst sich in die Kardinalvenen auch das Venenblut aus den entsprechenden Abschnitten des Medullarrohres.

2. Die Venen der Vordergliedmassen als Venae subclaviae (Fig. 292 *A*). Diese verlieren bald den Zusammenhang mit den Kardinalvenen und ergiessen sich in die primitiven Jugularvenen, gehen also dann auf das Gebiet des Vorderkörpers über (Fig. 293 *B*).

3. Die Urnierenvenen besitzen zahlreiche kleine Äste, die aus der Urniere hervorkommend, nach kurzem Verlauf in die mediale Wand der Kardinalvene münden (Fig. 292 *A*).

4. Die beiden Venen des Wirbelschwanzes (Fig. 292 *A*); es sind dies die Wurzeln der Kardinalvenen. Zu diesen kommen bald jederseits

5) die Vena ischiadica hinzu (Fig. 292 *A* und *B*), die Hauptvene der unteren Extremität, welche wie die Arteria comes nervi ischiadici verläuft, bis eine Umwandlung erfolgt. Dieses eben geschilderte Ver-

halten der Kardinalvenen (Fig. 292 *A*) bleibt nur kurze Zeit bestehen. Bedeutende Veränderungen beginnen mit der Entwickelung des Pfortaderkreislaufes und mit dem Erscheinen der unteren Hohlvene. Der Pfortaderkreislauf des Embryo ist aber wiederum abhängig von dem Blute, das aus Dottersack und Darmrohr durch die Venae omphalo-mesentericae und die Nabelvenen zugeführt wird. Wir betrachten deshalb zunächst die Entwickelung der Venae omphalo-mesentericae (Dottervenen) und der Vena portae, welche aus einem Teil der Vena omphalo-mesenterica hervorgeht. Die am frühesten auftretenden Venen sind bei dem Menschen und wohl auch bei sämtlichen Amnioten die paarigen Dotter-

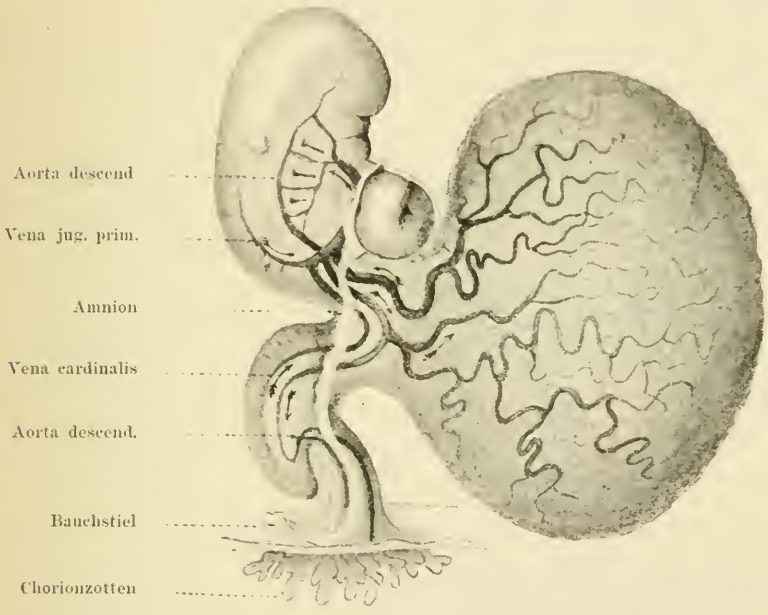


Fig. 294.
Dottervenen und Kardinalvenen bei einem menschlicher Embryo von 3,2 mm Länge, Alter von etwa 14 Tagen. Nach His.

venen. Das aus dem Dottersack zurückkehrende Blut sammelt sich in zwei mächtigen Gefässen, welche fast rechtwinkelig zur Achse des Embryo heraantreten, eine Strecke weit zu beiden Seiten des Vorderdarmes verlaufen, um sich dann ventral vom Darmrohr zu vereinigen und mit einem gemeinsamen Stamm in den Sinus venosus einzumünden (Fig. 294).

Eine zweite Etappe in der Entwickelung der Dottervenen wird durch die Entstehung der Leber bezeichnet. Sie drängt den unpaaren Stamm der Dottervene vor seiner Einmündung in den Ductus Cuvieri etwas nach rechts. Aber mit dem raschen Wachstum der Leber werden

gleichzeitig die noch getrennten Dottervenen von der Leber umfasst und treten in den Dienst dieses wichtigen Organs. Dies geschieht in folgender Weise; die beiden Dottervenen erhalten schon sehr früh Anastomosen untereinander, welche so angeordnet sind, dass das Darmrohr von zwei Gefäss-Ringen umfasst wird (Fig. 295). Ihre Verbindungsstelle liegt in der Höhe der Pankreasanlage. Der untere Ring tritt zuerst auf (Fig. 295). Indem nun zwei sich schräg gegenüberliegende Abschnitte der beiden Venenringe zu Grunde gehen (der kaudale Ring verliert die linke Hälfte, der orale Ring die rechte Hälfte, Fig. 295), ist aus den beiden Dottersackvenen ein einziger Stamm geworden, der in seiner Spiraltour den Darm umgreift und rechts an die Leber herantritt. Er steigt hinter ihr in die Höhe und mündet mit Hülfe des Ductus Cuvieri in den Sinus venosus, wie dies in der Fig. 296 zu sehen ist und auch schon früher erwähnt wurde. Aber jede Dottervene sendet bei dem Durchgang durch die Leber kleine Venen in das Innere dieses Organs. Es sind die Venae advehentes (Fig. 295). Dieses eingeführte Blut wird durch Venae revehentes wieder aus der Leber entfernt (Fig. 295) und zu dem Sinus venosus, also zum Herzen geführt. Die Endstrecke der Dottervenen ist also in Gefässe übergegangen, welche der Leber Blut zuführen, und in andere, welche das Blut wieder wegleiten. Die Venae revehentes entsprechen nämlich den späteren Lebervenen, den Venae hepaticae, die Venae advehentes werden zu Teilen der Pfortader. An die nunmehr unpaare Dottervene (Fig. 295) schliesst sich nämlich vom Darm her die Vena mesenterica an. Erst wenn die Gekrösvene, Vena mesenterica, sich mit der Dottervene, Vena omphalica, verbunden hat, ist strenggenommen die Bezeichnung Vena omphalo-mesenterica vollständig am Platze. Diese Vene, welche das Blut aus dem Darmrohr und der Dottervene in die Leber führt, ist jetzt zur Pfortader, Vena portae, geworden, denn die Leber empfängt nunmehr auch das Venenblut aus dem Magen, der Milz, dem Pankreas und dem schon windungsreichen Darmkanal. Dieses Venenblut benützt die Venae advehentes, um sich in der Leber zu ver-

Venae advehentes und revehentes.

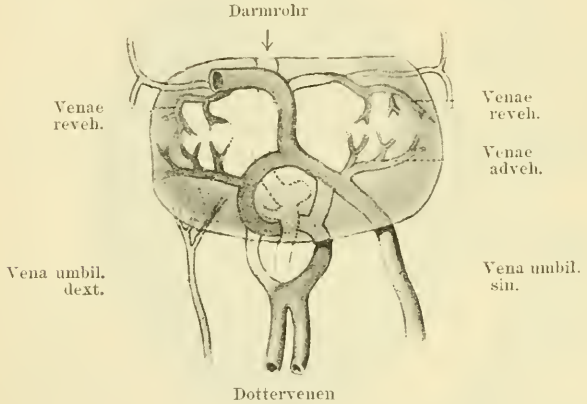


Fig. 295.

Dotter- und Nabelvenen, von vorn. Die Leber ist durchsichtig gedacht. Der Verlauf des Darmrohres punktiert. Menschlicher Embryo von 4 mm Länge. Nach His.

teilen. Nach und nach wird der Zufluss aus dem Dottersack geringer, während derjenige aus dem Darmrohr zunimmt.

Die Vena portae bildet sich bei menschlichen Embryonen aus, noch ehe sie 7 mm lang sind. Die Gefässspirale um den Darm herum besteht schon bei dem menschlichen Embryo von 5—6 mm (Fol). Aus den beiden Dottervenen wird ein einfaches Gefäss durch die zunehmende Längs-verschmelzung der dicht nebeneinander herlaufenden beiden Venen. Auf einer weiter vorgeschrittenen Entwickelungsstufe (menschlicher Embryo von 10 mm Länge) ist die Vena portae vollkommener entwickelt (Fig. 296).

Unterdessen ist auch der Ductus venosus (Aranzi) entstanden. Die Vena omphalo-mesenterica ergiesst sich anfangs nur in die Leber durch die Venae advehentes und ihre Bahnen stehen erst mit den oral gelegenen Ductus Cuvieri (Fig. 296) in Verbindung, dann aber bildet sich unter den von den Venae omphalo-mesentericae ausgehenden Zweigen ein Ast zu einem Verbindungsgefäss aus, das in die Höhe steigt, um sich mit der Vena hepatica dextra zu verbinden. Dieses neue Gefäss, der Ductus venosus, ist schon bei dem menschlichen Embryo von 4 mm zu erkennen, bei dem Embryo von 5 mm Länge schon ein ansehnliches Gefäss, das sich bis zur Geburt erhält. Das obere Ende wendet sich nach rechts, nimmt bei dem Embryo von 10 mm die beiden grossen Lebervenen auf und mündet in den Sinus venosus (Fig. 296). Auf dieser Stufe hat der Embryo von 10 mm schon die Verbindung der Vena omphalo-mesenterica mit der Nabelvene und damit auch mit dem Ductus venosus hergestellt.

Die Gefässe im Inneren der Leber erfahren wiederholte Verschiebungen. In der anfangs noch unvollkommenen Leber scheinen die Venae advehentes und revehentes noch wenig regelmässig. Bald weiten sich aber einzelne zuführende Äste aus, so ein grosser zuführender Ast für den linken und mehrere für den rechten Leberlappen, ebenso bildet sich eine mächtige abführende Vene für den rechten und eine für den linken Leberlappen aus. — Anfangs mündet die Vena hepatica revehens sinistra noch direkt in den Sinus venosus. Der bleibende Zustand wird dadurch angebahnt, dass diese Lebervene durch eine kurze Anastomose mit dem Ductus venosus (Aranzi) in Verbindung tritt und dass hierauf ihre ursprüngliche Mündung obliteriert (His, Hochstetter).

Rechte Nabelvene.

Die Venae umbilicales gehören ebenfalls zu den früh auftretenden Venen. Sie machen innerhalb des embryonalen Körpers mannigfache Änderungen durch, verlaufen zuerst in der seitlichen Bauchwand, ganz nahe dem Umbiegungssaum in das Amnion (Fig. 296) treten, dann im queren Lauf dem Septum transversum entlang in den Sinus venosus und zwar an seinem lateralen Ende. Die symmetrische Anordnung hört jedoch bald auf, denn die rechte Nabelvene geht an ihrem, der Leber zugewendeten Ende in mehrere Äste auseinander, sie verbreitet sich in der Bauchwand und endlich hört die Verbindung mit dem Sinus venosus auf. Die rechte Nabelvene ist nun zu einer Vene der vorderen Cölomwand geworden (Fig. 296), die Richtung des in ihr

strömenden Blutes hat sich geändert, bewegt sich statt von dem Bauchstiel nach aufwärts, geradezu in entgegengesetzter Richtung und führt nunmehr der linken Nabelvene Blut zu. Diese geht ihrerseits, nach einiger Zeit (bei menschlichen Embryonen von 5 mm Nackenlänge), in der Höhe des Septum transversum in mehrere Zweige auseinander. Ein Hauptast geht schräg unter der Leber hindurch zu einem der Venenringe, welche die beiden Venae omphalo-mesentericae bilden

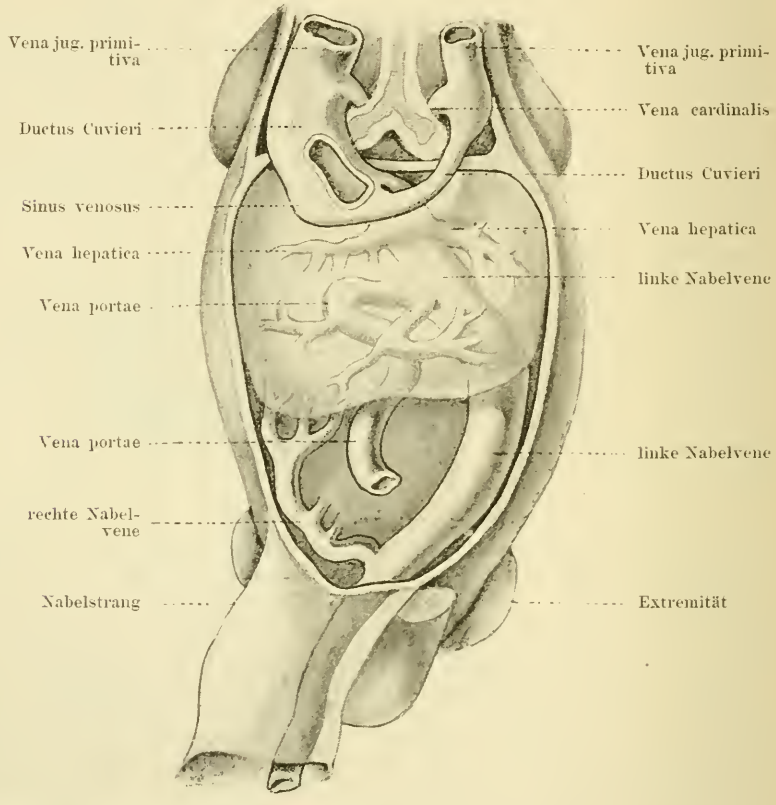


Fig. 296.

Menschlicher Embryo von 10 mm Nackenlänge. Das Herz und die vordere Körperwand sind entfernt, um den Sinus venosus und seine Zuflüsse zu zeigen. Nach His.

(Fig. 295) und tritt in diesen ein. Das Nabelvenenblut wird damit nach der Leberpforte hingeleitet, ergiesst sich teils in die Leber und teils in den Ductus venosus (Aranzi), wobei das Blut der rechten Nabelvene ebenfalls der Lebervene zugeführt wird, weil der Strom unterdessen rückläufig geworden ist (Fig. 296). Dadurch wird die Nabelvene bedeutend reich an Blut. Das zwischen Herz und Leber einst vorhandene Endstück der Vena umbilicalis schwindet, weil der Ductus venosus entwickelt ist. Jene Blutmenge, die nicht in die Venae advehentes der

Leber einströmt, gelangt nun durch diese neugebildete Bahn nach dem Herzen. Die Entwickelung des Lebervenensystems zeigt nach dem Vorausgegangenen folgende wichtige Vorgänge:

1. Die Entstehung einer unpaaren Vena omphalo-mesenterica aus den zwei Venae omphalo-mesentericae;

2. die Verwendung dieser einen Vena omphalo-mesenterica als Stamm der Pfortader;

3. die Anlage eines Ductus venosus (Aranzi), ferner der Venae advehentes und revehentes durch Umbau und Neubildungen im Gebiet der Vena omphalo-mesenterica auf dem Lauf durch die Leber;

4. Zufuhr von Blut in die Leber durch die linke Nabelvene, während die rechte Nabelvene zu einem Gefäss der Bauchwand umgeändert wird.

Diese aufeinander folgenden Einrichtungen, verglichen mit den gleichen Vorgängen bei Reptilien und Vögeln, zeigen eine in die Augen springende Übereinstimmung bezüglich des Verhaltens der Venae omphalo-mesentericae. Bei allen bis jetzt untersuchten Vertretern der Amnioten geht ferner die rechte Vena umbilicalis zu Grunde, während die linke eine neue mechanisch günstiger gelagerte Abflussbahn durch die Leber hindurch gewinnt und mindestens bis zur Geburt persistiert. Die Umbilicalvenen der Amnioten haben ihre Vorläufer in der Abdominalvene der Amphibien.

Die Vena cava inferior beginnt zwischen den beiden Urnieren. Dort befinden sich zwei Längsstämme, welche das Blut aus den Urnieren sammeln und durch eine Anastomose miteinander verbunden sind (Fig. 292 *A*). sie leiten also das Blut aus den Urnieren ab. Die linke Vene wird bis auf unbedeutende Gefässe rudimentär, die rechte vergrössert sich aber, steigt in einem Gekröse, das als Hohlvenengekröse bezeichnet wird, in die Höhe, erscheint bald als ein unpaares, bedeutendes Gefäss (Fig. 292 *B*) und setzt sich in die hintere Leberfläche eingebettet mit den Blutbahnen der Leber sofort in ausgiebige Verbindung. Dieses neue Gefäss, die untere Hohlvene, setzt sich bald im Bereich der Urnieren auch mit den beiden Kardinalvenen in Verbindung durch Queräste (Fig. 292 *B*). Dadurch treten die kaudalwärts liegenden Abschnitte der Kardinalvenen in den Dienst der unteren Hohlvene, d. h. es strömt nunmehr das Blut aus dem Hinterkörper nicht mehr durch die vorderen Abschnitte der Kardinalvenen nach dem Herzen, sondern durch die untere Hohlvene (Fig. 292 *B*). Diese neue Anordnung der Venen erweckt den Anschein, als ob die untere Hohlvene im Bereich der Urnieren doppelt wäre. Der Anschein entsteht dadurch, dass die linke Kardinalvene noch einige Zeit erhalten bleibt. Die rechte zieht zwischen Aorta und Urniere der rechten Seite entlang, die linke kreuzt die Aorta an der ventralen Seite.

Doppelte Vena cava inferior.

Der Ablauf des Blutes durch die Queräste der Kardinalvenen in die untere Hohlvene hat zur Folge, dass sich der Brustabschnitt der Kardinal-

venen von dem Urnierenteil der Kardinalvenen trennt (Fig. 292 *B*). — Diese eben geschilderte Entwickelungsstufe wird durch Hemmung bisweilen fixiert. Eine solche „Abnormität" ist bekannt unter dem Namen der doppelten Vena cava inferior. Sie ist entstanden durch Persistenz des Urnierenabschnittes der Vena cardinalis sinistra.

Die endliche Herstellung der hinteren Hohlvene besteht nun darin, dass zunächst die linke Kardinalvene verschwindet, während die rechte sich erhält und als Fortsetzung der Vena cava inferior funktionirt (Fig. 297 *B*). Diese letztere Einrichtung wird durch folgende Umstände herbeigeführt: die rechte Kardinalvene liegt in der direkten Verlängerung der unteren Hohlvene mehr als die linke. Die Strömung des Blutes findet also rechts bessere Bedingungen. Dann aber entwickelt sich zwischen den beiden Beckenabschnitten der Kardinalvenen, ventral von der Arteria sacralis media eine Anastomose, welche das Blut der linken Vena hypogastrica und iliaca externa auf die rechte Seite hinüberleitet (Fig. 297 *A*). Durch diese Anastomose, welche sich zur Vena iliaca communis sinistra umgestaltet, wird das zwischen Nierenvene und Becken gelegene Stück der linken Kardinalvene ausser Funktion gesetzt.

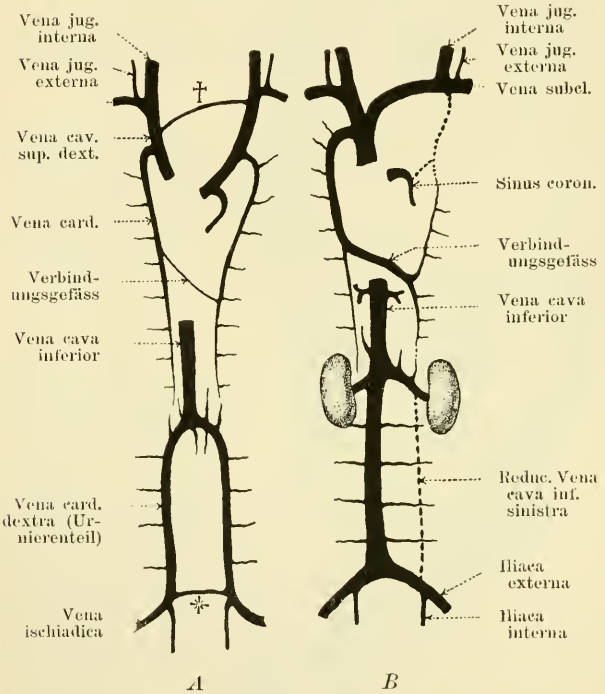


Fig. 297.

Das Venensystem des menschlichen Embryo auf den letzten Stufen der Entwickelung. Schematisch. ⁜ Verbindungsgefäss zwischen den Venae cardinales.

Die jetzt von ihrem Ursprung bis zu ihrem Ende einfache Vena cava inferior nimmt mit Hülfe der schon erwähnten Queranastomosen die Nierenvenen auf, wobei manche Umänderungen einzelner Venengebiete stattfinden. Es treten rückführende Urnierenvenen auf. Zwei bis drei quere Äste bilden einen kleinen Längsstamm, von denen der rechte in die direkte Fortsetzung der Hohlvene übergeht, während der linke Längsstamm verschwindet. Nur kleine Venen bleiben von diesen Urnierenvenen kranial erhalten, welche das Blut aus der Anlage

der Nebennieren ableiten. Die kopfwärts wandernde Nierenanlage verursacht eine Inselbildung an den Kardinalvenen (Hochstetter).

Die Vena azygos und die Vena hemiazygos gehen aus den Kardinalvenen und zwar aus dem Brustabschnitte hervor. Auf der rechten Seite mündet die Vena azygos, wie die primäre Kardinalvene, in denjenigen Abschnitt der rechten Vena cava superior, der aus dem Ductus Cuvieri der rechten Seite hervorgegangen ist. Auf der linken Seite sind durch den Untergang der Vena cava superior sinistra andere Einrichtungen für die linke Kardinalvene getroffen worden. Sie hat ihren Abfluss in die linke obere Hohlvene verloren (siehe die punktierten Linien Fig. 297 *B*), erhält aber dafür eine Verbindung mit der Vena azygos quer über die Wirbelkörper hinweg (Fig. 297 *A* und *B*).

Ob die Venae lumbales adscendentes, als die Bauchabschnitte der Vena azygos und hemiazygos bezeichnet werden dürfen, ist neuerdings zweifelhaft geworden. Diese aufsteigenden Lendenvenen sind wohl sekundär entstandene Anastomosen. Dagegen erhält sich von der rechten Kardinalvene im kleinen Becken der früheste Anfang als Vena hypogastrica und setzt sich durch die rechte Vena iliaca communis, zu der untern Hohlvene fort. (Fig. 297 *A*). Von der linken Kardinalvene bleibt nur der Anfang erhalten als Vena hypogastrica, während die linke Vena iliaca communis aus einer Anastomose zwischen beiden Kardinalvenen hervorging (Fig. 297 *A* und *B*).

Wie die übrigen bisher betrachteten Venen aus verwandten Einrichtungen bei Säugern und Sauropsiden und noch tiefer stehenden Wirbeltieren hervorgegangen sind, so ist dies auch mit der Vena cava inferior und ihren Hauptzuflüssen der Fall. Die rückführenden Urnierenvenen (Fig. 292 *A*) sind nicht auf die Säuger beschränkt, sondern kommen in vollständigerer Entwickelung bei den Sauropsiden-Embryonen vor. Die Inselbildung an der Niere während der Wanderung kommt beim Igel vor, wo sich jederseits eine Veneninsel um den Ureter herum erhält, die mit der Kardinalvene in Zusammenhang gebracht werden muss. Inselbildung.

Die Entwickelungsphase der doppelten hinteren Hohlvene ist in einer grösseren Anzahl von Säugetieren entweder unverändert erhalten oder es finden sich Zustände, welche sich direkt auf diese Phase der Venenentwickelung beziehen lassen. Phoca vitulina hat zwei mächtige hintere Hohlvenen, ebenso Phocaena, Delphinus delphis, Chlamydophorus truncatus (Panzertier) u. a. m. Bei Balaenoptera Sibbaldii ist die Vena cava inferior doppelt bis zum oberen Rand der Nieren[1]). Die Anordnung der im embryonalen Körper zuerst erscheinenden Stämme der Kardinalvenen kommt in allen wesentlichen Punkten mit jener überein, wie sie bei Fischen sich bleibend darstellt. Sie wiederholt sich von da an in allen höheren Abteilungen der Wirbeltiere während des embryonalen Lebens. Von Stufe zu Stufe treten Umwandlungen ein, die in ihren einzelnen Stadien wieder bei Amphibien, Reptilien und bei Säugetieren als dauernde Zustände erscheinen (Gegenbaur).

---

[1]) Beauregard et Boulart, Journ. d'Anat. et de la Phys. 1882.

Bei einem menschlichen Embryo von 11 mm grösster Länge finden sich die Kardinalvenen noch ununterbrochen vom hinteren Körperende bis zu ihrer Mündung in die Ductus Cuvieri verlaufend. Die Wurzeln der Kardinalvenen werden in diesem Stadium von den beiden Venae sacrales und von der Venae ischiadicae gebildet. An der Vereinigungsstelle der ebengenannten Venen stehen die beiden Kardinalgefässe ventral von der Arteria sacralis media durch eine Anastomose miteinander in Verbindung.

Venen der Extremitäten. — Venen der oberen Extremität.

Die Venen der oberen Extremität bestehen aus einer Randvene, welche bogenförmig der schaufelförmigen Platte (Fig. 155 *A*, S. 275), entlang läuft. Das Gefäss setzt sich auf die ulnare und radiale Kante des Armes proximalwärts fort. Aus diesem Verlauf entspringt die Bezeichnung: ulnare und radiale Randvene. Die ulnare Randvene tritt als die primäre Hauptvenenbahn des Arms auf. Sie kreuzt, nach der Aufnahme einer Seitenrumpfvene den Plexus brachialis und mündet in eine seitliche Ausbuchtung der Kardinalvene (Fig. 292 *A*). Kurz vorher hat sie die radiale Randvene aufgenommen. Die Einmündung der ulnaren Randvene in die Kardinalvene verschiebt sich bald höher hinauf in die primitive Jugularis (Fig. 292 *B*) und ausserdem erfolgt eine Verlagerung des Endstückes ventral, vor den Plexus brachialis durch Vermittlung einer Inselbildung. Dieses ganze Verhalten der Gefässe muss als primitives Venensystem des Armes bezeichnet werden. Darauf entwickelt sich, vom Handrücken beginnend, eine sekundäre Venenbahn in Form einer Vena cephalica, die zuerst in der Ellbogengegend in die ulnare Randvene mündet, sich dann aber auch über den Oberarm fortsetzt und in die Vene jugularis externa übergeht. Die am spätesten zur Entwickelung gelangenden Venen sind die Begleitvenen der Arterien. Sie können mit Rücksicht auf ihre Genese als tertiäre Venen betrachtet werden.

Diese Angaben stützen sich vorzugsweise auf die Verhältnisse bei dem Kaninchen; es bestehen aber ansehnliche Gründe, dass bei dem Menschen die Sachlage die gleiche ist. Vor allem ist bezüglich der primitiven Bahnen die fast völlige Übereinstimmung zu betonen, welche sich bei den bisher untersuchten Vertretern dreier Klassen der Amnioten herausgestellt hat. Bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren sind die gleichen ursprünglichen Verhältnisse vorhanden. Man darf also schon aus diesem Grunde die definitiven Verhältnisse aus den eben geschilderten frühesten ableiten. Es kommen dann aber einige Erfahrungen auch an Menschenembryonen hinzu, welche direkt beweisend sind. An einem menschlichen Embryo von 11,2 mm existiert ebenfalls eine Randvene, ihre ulnare Fortsetzung und ein Verlauf bis zur vorderen Kardinalvene dorsal an dem Plexus brachialis vorbei. Aller Wahrscheinlichkeit nach bleibt daher an dem Arm die Fortsetzung der ulnaren Randvene die Hauptvene der Armanlage, von der Hand an als Vena basilica antibrachii, dann als Vena basilica brachii, als Vena axillaris und als Vena subclavia erhalten. Diese Vene wird ferner ebenso eine Lageveränderung zum Plexus brachialis und der Armarterie erfahren wie bei dem Kaninchen. — Die Vena cephalica ist ihrer ganzen Länge nach, ebenso wie ihre Verbindung mit der Vena basilica

in der Ellenbeuge ein sekundäres Gefäss, dessen Entwickelung mit dem Untergang der Randvene der Hand zusammenfällt (Hochstetter).

Venen der untern Extremität.

Die Venen der untern Extremität bestehen anfangs, wie jene des Armes, aus einer Randvene, welche die schaufelförmige Anlage des Fusses bogenförmig umsäumt. Dieses Gefäss setzt sich der tibialen und fibularen Kante der Extremität entlang proximalwärts fort als tibiale und fibulare Randvene. Die fibulare Randvene erhält sich zeitlebens; sie stellt die Hauptwurzel der Kardinalvene dar. Ihr Unterschenkelabschnitt wird zu der Vena saphena parva, ihr Oberschenkelabschnitt zu der Vena ischiadica. Das ist das primitive Venensystem des Beines. Vom Fussrücken aus entwickelt sich dann eine Vene, welche in die fibulare Randvene in der Gegend des Kniegelenkes einmündet, die Vena tibialis antica, sie ist sekundären Ursprungs wie die Vena saphena magna. Tertiär, also noch später als die ebenerwähnten Venen, sind die Begleitvenen. Was von solchen distalwärts von der Mündung der Vena saphena magna sich entwickelt hat, fällt in die Reihe dieser zuletzt entstandenen Venen. Die grosse Schenkelvene proximal von der Mündung der Vena saphena magna, die Vena iliaca externa, ist aus einer Fortsetzung der Vena saphena magna hervorgegangen. Bei dem Menschen geht, wie bei dem Kaninchen, die primitive Hauptvenenbahn, die oben als Vena ischiadica bezeichnet wurde, zu Grunde; das ist eine Parallele zu dem Verhalten der Arteria ischiadica, die als primitive Hauptarterie des Beines ebenfalls später verschwindet.

Die Gleichwertigkeit (Homodynamie) der Venenstämme des Erwachsenen ist noch wenig feststellbar. Die Vena basilica und die Vena saphena minor dürfen als gleichwertig bezeichnet werden. Die Vena saphena magna und die Vena cephalica sind aber sekundäre Venen, und über sie steht jede Entscheidung über Gleichwertigkeit oder Ungleichwertigkeit noch aus. Die Vena iliaca externa, und die Vena subclavia zeigen keinerlei Übereinstimmung. Die Venen der unteren Extremität des Menschen enthalten in ihrer primitiven Anordnung die nämlichen, deutlich hervortretenden Anklänge an die drei Amniotenklassen, wie dies bei dem Arm erwähnt wurde. Bei den Venen des Armes und des Beines zeigt sich überdies eine unverkennbare Verwandtschaft bezüglich der ersten Venenstämme zwischen Amnioten und Anamnien, allein bei der Entwickelung der sekundären Bahnen treten Verschiedenheiten auf.

Rathke, Entwickelung des Venensystems der Wirbeltiere. 4°. 1838. — Marshall, J., Philos. Transact. 1850. 4°. — His, a. a. O. — Rabl, K., Festschr. für Leuckart. Leipzig 1892 (für die Selachier). — Hochstetter, Morphol. Jahrb. Bdd. 13, 17, 19, 20 (für Amphibien, Reptilien und Säuger). — Kastschenko, Arch. f. Anat. 1887 (für die Vögel). — Salzer, Morph. Jahrb. Bd. 23. 1895. — Zumstein, Anat. Hefte von Merkel und Bonnet. Bd. 6. 1896.

d) Der Kreislauf des Fötus bis zur Geburt.

Der Kreislauf des Fötus unterscheidet sich von dem des Erwachsenen durch die Vermischung von arteriellem und venösem Blute, die an mehreren Stellen stattfindet. Das aus der Placenta zurückkehrende arterielle Blut gelangt zuerst in die Leber, um dort zu einem ansehnlichen Teil sofort mit venösem Blut vermischt zu werden, das diesem Organe durch die Pfortader zugeführt wird (Fig. 298). Die Nabelvene entsendet rechts zwei ansehnliche Äste in das Innere des Organes, die sich wie die Venae advehentes der ersten Embryonalzeit verhalten: sie lösen sich im Innern in ein Gefässnetz auf. Auf der linken Seite dringt ein Ast der Nabelvene in die grosse Drüse direkt, ein anderer bildet eine Anastomose mit der Pfortader. Das

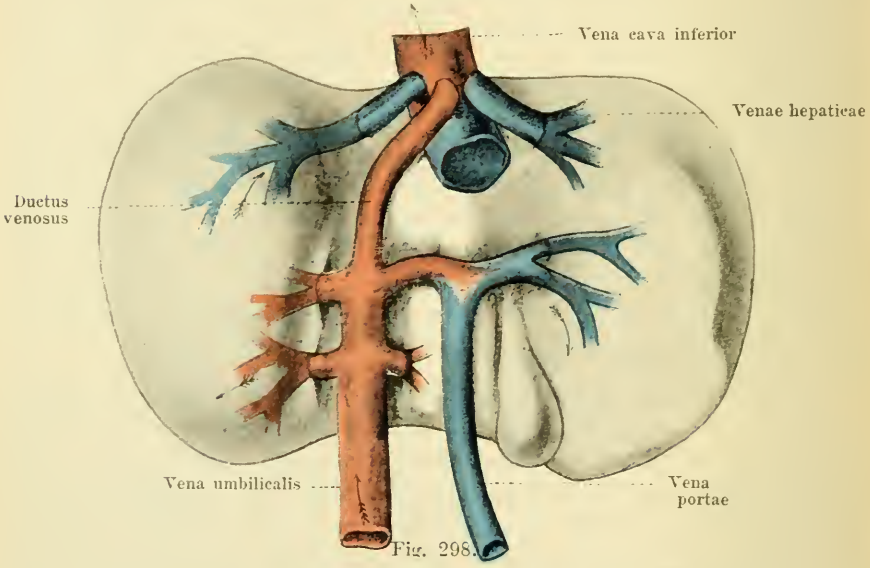


Fig. 298.

Leber eines neugeborenen Knaben, von unten gesehen. Nat. Grösse.

in die Leber eingedrungene Blut geht durch die Venae hepaticae, welche nunmehr an die Stelle der Venae revehentes getreten sind, in die Vena cava inferior als venöses Blut zurück. Es mag ja noch grössere Mengen Sauerstoff enthalten, allein es ist mit dem venösen Blut nicht allein der Leber, sondern auch des ganzen Darmrohres vermischt. Der Ductus venosus, ein Ast der Vena umbilicalis, zieht von der Porta hepatis direkt zur untern Hohlvene, mit arteriellem Blute gefüllt. Er senkt sich in ein Gefäss ein, die Vena cava inferior, welche das Blut des gesamten Unterkörpers zurückführt. Das arterielle Blut des Ductus venosus vermischt sich also hier mit venösem Blut (Fig. 298). Von dem gesamten arteriellen Blut, das durch die Nabelvene zurückkehrt, ge-

langt also nur gemischtes Blut in das fötale Herz. Diese Vermischung wird in dem Herzen zwar nicht beträchtlich gesteigert, aber dafür in der Aorta descendens. In die rechte Vorkammer gelangt zweierlei Blut: venöses Blut durch die obere Hohlvene, teilweise arterielles durch die untere Hohlvene. Das Blut aus der untern Hohlvene tritt, durch die Eustachische Klappe vom Ostium atrioventriculare ferngehalten, in den linken Vorhof hinüber durch das Foramen ovale.

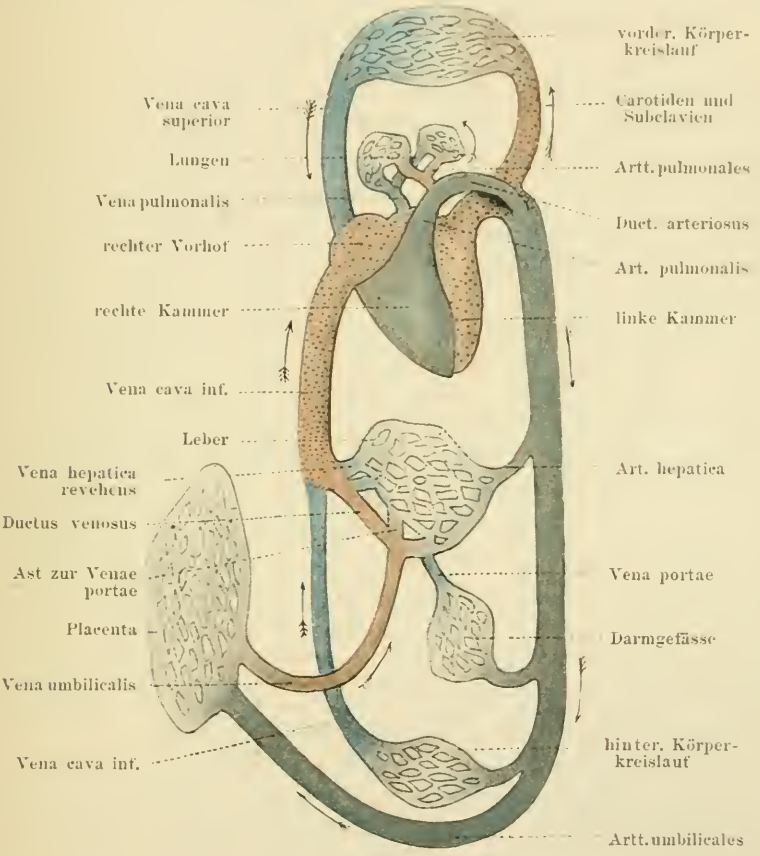


Fig. 299.

Fötalkreislauf. Schematisch. Nach Hasse aus Spiegelberg und Wiener.

Es wird aus dem linken Vorhof in die linke Kammer getrieben und geht von da aus durch die Aorta adscendens (Fig. 299).

Das Blut der oberen Hohlvene gelangt von dem rechten Vorhof in die rechte Kammer (Fig. 299), nimmt den Weg durch den Lungenbogen in die Aorta descendens (Fig. 299 und Fig. 300). Der Ductus arteriosus führt also das venöse Blut der Vena cava superior in die mit teilweise arteriellem Blut gefüllte Rumpfaorta und hier findet

erneute Mischung mit venösem Blute statt. Es kreist also im fötalen Körper kein rein arterielles Blut in dem Sinne, wie später bei dem Erwachsenen. In der Fig. 299 ist nicht allein dieser wiederholten Mischung des Blutes Ausdruck gegeben, sondern auch den Beziehungen des Blutes zur Placenta zum vorderen und hinteren Körperkreislauf zu den Lungen, zur Leber und zum Darmkanal. Diese Fig. 299 lässt folgende Übersicht zu: das aus der Placenta durch die Nabelvene in den Fötus strömende rein arterielle Blut geht in die Vena cava inferior durch den Ductus venosus und in die Leber.

Bei dem geburtsreifen Kinde giebt die Nabelvene auf dem Weg durch die Längsfurche ansehnliche Zweige an die Leber (Fig. 299), die im rechten Winkel vom Stamme abtreten. Dann aber ergiesst sich in die Leber noch eine weitere ansehnliche Menge des arteriellen Blutes, das durch einen kurzen dicken Verbindungsast zwischen Nabelvene und Pfortader der grossen Drüse zugeführt wird. Ferner kommt Blut in das grosse Organ durch die Arterie hepatica (Fig. 299). An der Einmündungsstelle in die untere Hohlader kommt zu dem Blutstrom das rein venöse Blut der untern Rumpfabschnitte, sowie dasjenige der Leber. Das Blut der untern Hohlader wird nun nach allgemeiner Annahme durch die rechte Vorkammer in die linke getrieben, indem es das Foramen ovale passiert. In der linken Vorkammer wird ihm der schwache venöse Strom aus den Lungen beigemischt (Fig. 299) und das zum grossen Teile noch arterielle Blut geht durch den Anfang der Aorta in die Äste des Aortenbogens, also in den Kopf und in die Arme. Man bringt damit das stärkere Wachstum des Vorderrumpfes während der ersten fötalen Periode in Zusammenhang. Das Blut der oberen Hohlader gelangt in den rechten Vorhof, und von ihm in die rechte Kammer. Aus der rechten Kammer geht dieses venöse Blut durch die Lungenschlagader und durch den Ductus arteriosus in das Ende des Aortenbogens, dort wo die Aorta descendens beginnt.

Die Verhältnisse im Fötus selbst erläutert die Fig. 300, in welcher die natürliche Anordnung der einzelnen Organe möglichst beibehalten ist. Nur die Leber musste ansehnlich verkleinert werden, damit sie nicht zuviel verdecke. Sie ist überdies nach rechts gelegt, um die untere Fläche sehen zu können. Die Vena portae ist in Verbindung mit einem Abschnitt des Darms erhalten. Nur an einer solchen Figur konnte endlich der Verlauf der Arteriae umbilicales im Innern des Körpers angedeutet werden.

Arteriae umbilicales. Stärker gefüllt, als es notwendig ist, um alle Teile des noch kleinen Körpers zu versehen, schickt die Aorta den Überschuss des Blutes durch die Arteriae hypogastricae und zwar durch deren stärkste Äste, durch die Nabelarterien, zur Placenta. Die Nabelarterien führen das vorwiegend venöse Blut und sind so weit,

dass sie in Anbetracht ihrer Stärke als direkte Fortsetzungen der Aorta erscheinen. Sie laufen an der Seitenwand des kleinen Beckens, dann an der Seite der Blase (Fig. 300), bedeckt vom Peritonäum bis zu ihrem Scheitel, begleiten dann konvergierend den Urachus bis zur Nabelöffnung, wo sie die Nabelvene treffen und mit ihr zusammen in die Nabelschnur eintreten.

In der Fig. 300 ist der Doppelstrom des Blutes nach der Leber deutlich erkennbar. Nebeneinander liegt die mit arteriellem Blut gefüllte Vena umbilicalis und die mit venösem Blute gefüllte Vena portae. Ferner ist die untere Hohlvene in ihrem Verlauf dargestellt.

In der ersten Hälfte der Schwangerschaft fliesst aus der noch wenig entwickelten Leber und der verhältnismässig kleinen unteren Rumpfhälfte (Fig. 300) nur wenig venöses Blut in die Vena cava inferior, sodass die letztere wenig gemischtes arterielles Blut in die linke Vorkammer ergiesst. Erst dort, wo der Ductus arteriosus mit dem von der Vena cava superior gelieferten Inhalt der rechten Kammer in die Aorta sich ergiesst, wird das Blut für die untere Rumpfhälfte stark venös.

In der zweiten Hälfte der Gravidität ändern sich diese Verhältnisse allmählich. Die Leber ist stark gewachsen, sodass das von ihr in die untere Hohlvene zurückkehrende venös gewordene Blut zusammen mit dem venösen Blut der unteren Rumpfhälfte einen erheblichen Teil des in die rechte Vorkammer einströmenden Blutes der Vena cava inferior ausmacht. Das direkt durch den Ductus venosus in die untere Hohlvene strömende rein arterielle Blut der Nabelvene wird also jetzt stärker gemischt als früher. Aus der rechten Vorkammer fliesst aber das aus der unteren Hohlvene kommende Blut nicht mehr rein in die linke Vorkammer hinüber, sondern mischt sich mit dem venösen Blut der oberen Hohlvene. Es strömt so stark gemischtes Blut in die linke Vorkammer, aber auch kein rein venöses Blut mehr in das Anfangsstück der Pulmonalarterie. In die Lungen gelangt jetzt mehr Blut wie früher, weil sie grösser geworden. Auch in die linke Vorkammer kehrt aus den stärker gewordenen Lungenvenen mehr venöses Blut zurück. Der Arcus aortae, der die obere Rumpfhälfte versorgt, erhält jetzt gemischteres Blut als früher und der Ductus arteriosus, der die untere Rumpfhälfte versorgt, weil er zumeist die Aorta descendens füllt, hat kein erheblich schlechteres Blut mehr im Vergleich zu der oberen Rumpfhälfte. Auf diese Weise werden die obere und die untere Rumpfhälfte jetzt mit annähernd gleichwertigem Blute versorgt. Dadurch sind, in der letzten Zeit der Schwangerschaft, die Cirkulationsverhältnisse, wie sie nach der Geburt des Kindes bleibende werden, schon etwas vorbereitet.

Die Strömung des Blutes in dem Herzen des Fötus ist durch das Verhalten der Valvula venae cavae inferioris (Eustachius) und das Offenstehen des Foramen ovale in eigenartiger Weise angeordnet. In Fig. 300 ist diese

Strömung durch folgende Linie markiert: das Blut aus der oberen Hohlvene folgt in dem rechten Vorhof und der rechten Kammer einer Linie, welche schliesslich in den Ductus arteriosus ausläuft. Man nimmt an, dass in der ersten Hälfte des fötalen Lebens das gesamte Blut aus der oberen Hohlvene

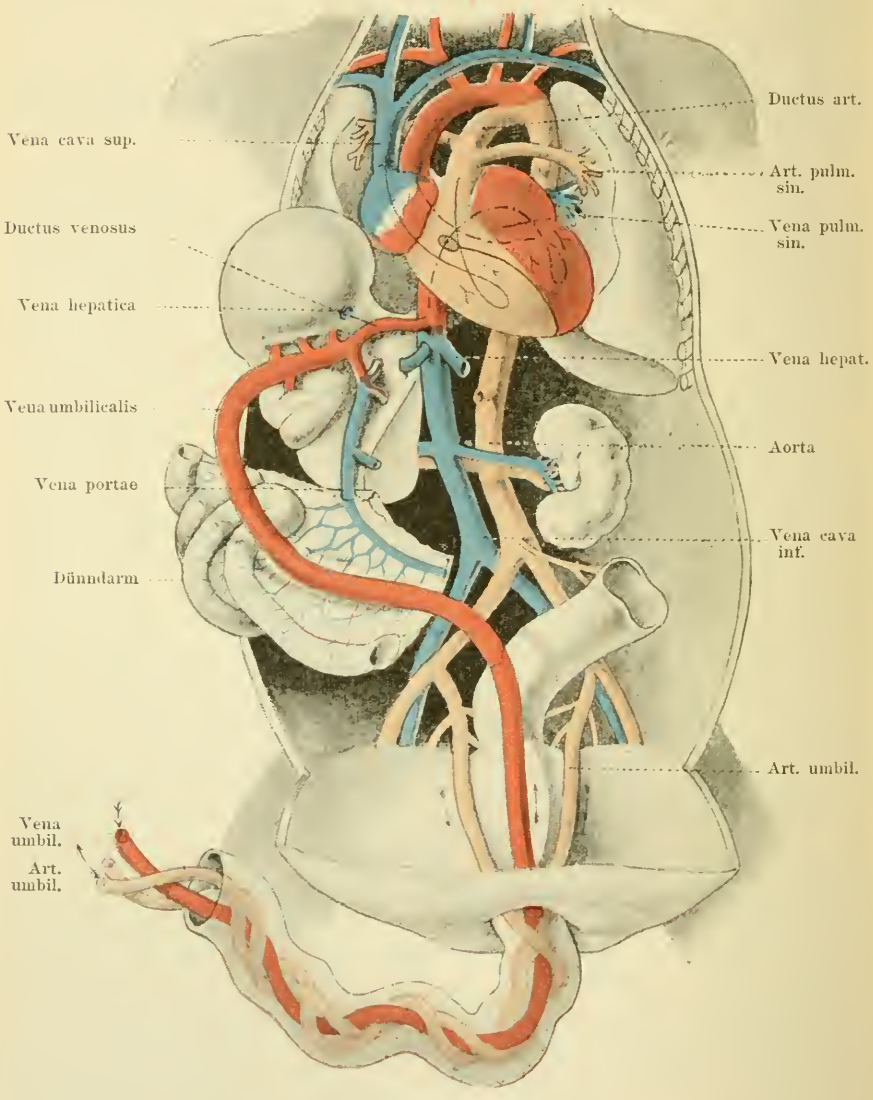


Fig. 300.
Kreislauf des Fötus.

dieser Bahn folgen müsse. Ganz anders ist, wie schon erwähnt, die Strömung des Blutes aus der unteren Hohlvene innerhalb des Herzens. Das Blut folgt jener gebrochenen Linie, welche in Fig. 300 folgenden Verlauf hat: aus der unteren Hohlvene in den rechten Vorhof, durch das Foramen ovale, das als

ein ovales Fenster bemerkbar gemacht ist, in den linken Vorhof, von dort in die linke Kammer, aus der das Blut seinen Weg nach der Aorta adscendens nimmt, wohin ebenfalls die gebrochene Linie deutet.

Die Aorta bietet zwei, verschiedenes Blut führende Strecken, die erste die Carotiden und die Subclavien entsendende Strecke für relativ arterielles Blut. Gegen die Verbindungsstelle mit dem Ductus arteriosus soll diese Strecke durch eine engere Stelle, den Isthmus Aortae abgesetzt sein. Die zweite von da beginnende Strecke erscheint wie eine direkte Fortsetzung des Botalloschen Ganges und hat vorzugsweise venöses Blut. Diese Verschiedenheit (Seite 193), welche das stärkere Wachstum erklärt, hebt die Fig. 300 ebenfalls hervor.

Der Kreislauf nach der Geburt.

Mit dem ersten Atemzug werden die Lungen ausgedehnt, dadurch die Lumina der Pulmonalarterien erweitert, sodass von jetzt an das Blut des rechten Ventrikels allein in die Pulmonalarterien getrieben wird. Infolgedessen kommt aus der Lunge in die linke Vorkammer eine weit grössere Menge Blutes zurück, das jetzt in der Lunge arteriell geworden ist. Hierdurch wird der Druck in der linken Vorkammer vergrössert und die Blutwellen halten sich auf beiden Seiten das Gleichgewicht. Dies ist um so sicherer anzunehmen, da infolge der Sistierung des Placentarkreislaufes aus der unteren Hohlvene weniger Blut in die rechte Vorkammer fliesst wie vor der Geburt; die Umbilicalvene empfängt ja kein Blut mehr aus der Placenta. Das hat nicht nur den eben erwähnten geringeren Zufluss nach dem rechten Herzen zur unmittelbaren Folge, sondern auch die Obliteration der Vena umbilicalis. Bis zur Mündung in den linken Pfortaderast wird sie zum Ligamentum hepatis teres (Ligamentum hepato-umbilicale).

Mit der Eröffnung des Lungenkreislaufes sinkt der Blutdruck im rechten Herzen so sehr, dass der Ductus arteriosus durch Kontraktion seiner Wandungen sich stark verengt. Dieselben legen sich aneinander und verwachsen (in der Regel ohne Thrombose). Mit dem Schluss des Ductus arteriosus fällt die Kraft des rechten Ventrikels für die Aorta aus, es sinkt dadurch der Blutdruck in der Aorta descendens und ihren Verzweigungen, also auch in den beiden Nabelarterien und diese schliessen sich, thrombosieren. Um die während des Fötallebens nur angebahnte Scheidung des Kreislaufes in zwei Abschnitte, in den grossen oder Körperkreislauf und den kleinen oder Lungenkreislauf zu vollenden, ist noch der Verschluss des Foramen ovale herbeizuführen. Dieser Verschluss erfolgt langsam, in vielen Fällen sogar unvollständig, ohne dass ein Nachteil für das Befinden des Individuums beobachtet worden wäre. Die Valvula foraminis ovalis wird von dem aus den Lungenvenen reichlicher dem linken Vorhof zuströmenden Blute an die Scheidewand des Vorhofes angedrückt. Die Klappe schliesst zuerst die Öffnung lediglich durch Anlagerung, bis der in schräger Rich-

tung noch bestehende Durchlass immer kleiner wird und schliesslich verschwindet. Die Gleichheit des bei der isochronen Systole der Vorhöfe auf die Scheidewand wirkenden Blutdruckes drückt die Klappe auf die Öffnung, wenn auch der schräge Durchlass noch fortbesteht. Auf diese Weise kommt nach der Geburt der Blutkreislauf so zustande, wie wir ihn im ganzen extrauterinen Leben finden. Der erste Atemzug, der die Veränderungen in der fötalen Cirkulation einleitet, hat zunächst seinen Grund in der venösen Beschaffenheit des Blutes. Sobald das Kind einmal aus dem Uterus heraus gelangt ist, wird, auch wenn es noch mit der Nabelschnur in Verbindung ist, sein Blut nicht mehr in der früheren Weise durch das Placentarblut sauerstoffreich gemacht, weil der Uterus sich zusammenzieht und deshalb die Cirkulation durch die Placenta nicht mehr in der früheren Weise vor sich geht. Ein Anregungsmittel für den ersten Atemzug liegt also in dem eingetretenen Sauerstoffmangel, dann aber auch in der Berührung der Haut mit der atmosphärischen Luft und in dem Temperaturwechsel, dem das Kind ausgesetzt ist. Noch andere Reflexreize verschiedener Art (Stossen, Kneifen) sind geeignet, Inspirationsbewegungen selbst in utero hervorzurufen (Preyer, bei Tieren nachgewiesen). Auch bei Erwachsenen werden durch Begiessen Inspirationsbewegungen eingeleitet.

Müller, Joh., De respiratione foetus. Lipsiae 1823. 8°. — Pflüger, Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 1. 1868. — Fehling, Arch. f. Gynäk. Bd. 11. 1877. — Hasse, Zeitschr. f. Geburtsh. und Gynäk. Bd. 6. 1881. — Preyer und Ziegenspeck in Preyer, Physiologie des Fötus. 1885.

c) Blut, Blutgefässe und Lymphgefässe.

Die Blutkörperchen entstehen in den Embryonen der Reptilien und Vögel in dem Mesoderm der Area vasculosa, also des Gefässhofes der Keimhaut. Bei den Säugetieren liefert das Mesoderm ebenfalls die ersten Blutkörperchen; sie entstehen dort zuerst auf der Oberfläche des Dottersackes, also auf einem Anhangsgebilde des Embryo, das mit der Area vasculosa der Sauropsiden vergleichbar ist. Die Mesodermzellen, welche zu kernhaltigen Blutkörperchen werden, häufen sich in dem Gefässhof der Sauropsiden-Keimhaut zu kleinen Gruppen. Sie behalten den Charakter der anfangs rundlichen Mesodermzellen bei, bekommen dann eine bestimmte Grenzkontur, der Kern ist gross, deutlich granuliert und, was bemerkenswert ist, sie vermehren sich durch Mitose. Solche Zellengruppen färben sich bald rot und treten in immer grösserer Zahl auf. Sie liegen anfangs zwischen dem äusseren und inneren Keimblatt und dehnen sich bei weiterer Vermehrung zu unregelmässigen Strängen aus, die sich untereinander zu einem Netzwerk verbinden. Bei den Vögeln sind schon am zweiten Tage die sog. Blutinseln erkennbar. Mit dem Beginn der Herzthätigkeit lösen sich von den Blutinseln die oberflächlichen Zellen los und geraten als isolierte rote Blutkörperchen

— Hämatoblasten — in die Strömung. Diese Stammzellen verwandeln sich dann innerhalb des Kreislaufes allmählich in die roten, mit einem Kern versehenen, bikonvexen, ovalen Scheiben der Sauropsiden. Hämatoblasten.

Diese Vorgänge sind bei dem Hühnchen und der Ente beobachtet worden; sie spielen sich in derselben Weise in der Keimhaut der Selachier ab. Gleichwohl bestehen noch viele Meinungsverschiedenheiten.

Bei den Säugetieren läuft die Bildung der Blutkörperchen auf dem Dottersack in der nämlichen Weise ab. Die Übereinstimmung erstreckt sich namentlich auch auf die Beschaffenheit der Blutkörperchen. Sie besitzen einen Kern wie die jungen, eben erst entstandenen Blutkörperchen der Sauropsiden. Auch bei dem Menschen besitzen die ersten embryonalen Blutkörperchen einen Kern und das Vermögen der Teilung durch Mitosis (Fig. 301). Sind einmal die Blutgefässe des Embryo mit Blutzellen gefüllt, so scheint eine weitere direkte Entstehung aus dem

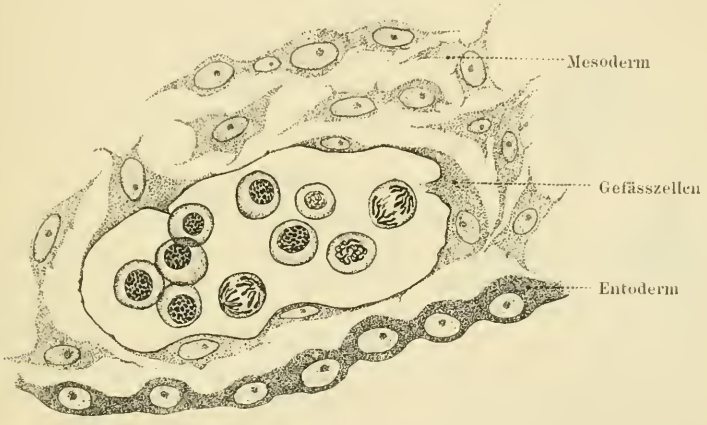


Fig. 301.
Hämatoblasten und ihre Vermehrung bei einem Säugetier und Bildung von Gefässen.

Mesoderm ausgeschlossen und die Vermehrung erfolgt nur durch Teilung der schon vorhandenen. In manchen Organen geschieht dies auffallend häufig wahrscheinlich wegen der langsamen Strömung. In der ersten Hälfte des Fötallebens ist z. B. die Produktion in der Leber sehr ansehnlich. In der zweiten Hälfte entstehen Blutkörperchen zwar noch fortdauernd in der Leber, aber auch in der Milz und dem Knochenmark. Im extrauterinen Leben entstehen Blutkörperchen nur noch im Knochenmark (Bizzozero).

Bei den Säugetierembryonen treten bald nach den Hämatoblasten die bikonkaven Blutkörperchen ohne Kern auf. Die Ersteren werden dann seltener und verschwinden schliesslich aus dem Kreislauf. Die bikonkaven Scheiben sind also streng genommen bereits die dritte Zellgeneration, wenn die Mesodermzellen als die erste und die kernhaltigen,

roten Hämatoblasten als die zweite betrachtet werden. Die zweite Generation gleicht wegen des Kerns den roten Blutkörperchen der Fische und Amphibien und der Amnioten. Man nennt sie deshalb auch bezeichnender Weise „ancestrale" Formen. Wie aus diesen dann die kernlosen, bikonkaven Blutkörperchen hervorgehen, ist noch nicht völlig aufgeklärt. Der Kern soll ausgestossen werden und das übrig bleibende Protoplasma die Plastide formen, wie neuerdings das rote, kernlose Blutkörperchen auch genannt wird.

Die weissen Blutkörperchen treten später auf als die ancestralen Hämatoblasten. Sie unterscheiden sich von diesen dadurch, dass sie keinen Farbstoff aufnehmen und in wechselnden Formen auftreten (amöboide Bewegung). Sie entstehen ebenfalls in dem Mesoderm, allein in einer späteren embryonalen Zeit, in welcher schon beträchtliche Differenzierungen des mittleren Keimblattes erfolgt sind. Sie tauchen in dem mesodermalen Zwischengewebe vielleicht des ganzen Körpers auf (mit Ausnahme des centralen Nervensystems). Auf der Wanderung in das Blutgefässsystem erhalten sie alle Eigenschaften der weissen Blutkörperchen, die als Leukocyten bezeichnet werden. Ihre Entwickelung findet auch nach der Geburt noch statt und zwar stets in dem Bindegewebe. Bevorzugte Stellen sind die Lymphdrüsen und die Milz. Sie vermehren sich zumeist durch Mitose (Fig. 302).

Die Herkunft des Blutes aus dem Mesoderm wird bestritten. Manche Forscher glauben beobachtet zu haben, dass das innere Keimblatt die ancestralen Blutkörperchen und ferner bei dem Erwachsenen auch noch Lymphkörperchen bilden könne. Allein die Untersuchungen sind nach dieser Seite hin noch nicht abgeschlossen. Es ist wenig wahrscheinlich, dass es zwei so ganz verschiedene Quellen für die Entstehung des Blutes gebe, wie Entoderm und Mesoderm sind. Bei Wirbellosen entstehen die Blutkörperchen ebenfalls aus dem Mesoderm (Blutegel, Lankester).

Gefässe. Gefässe. Ihre Entwickelung geschieht von dem Mesoderm aus in der Area vasculosa. Um die Haufen und Stränge der Hämatoblasten entstehen „Endothelröhren" dadurch, dass Mesodermzellen sich ausziehen, platt werden, mit ihren Rändern aneinanderstossen und durch Kittsubstanz (Fig. 301) verkleben. Diese Endothelröhren umschliessen die Haufen der ancestralen Blutkörperchen, breiten sich in der Keimhaut mehr und mehr aus und anastomosieren mit einander, wodurch schliesslich in der Area vasculosa ein anastomosierendes Netz solcher Röhren entsteht. In dem Körper des Embryo entstehen die Gefässe in derselben Weise aus mesodermalen Zellen. Die grossen Gefässe des Körperkreislaufes, wie die Venae jugulares, cardinales, die Aorten treten alle zuerst als „Endothelröhren" auf. — Für den weiteren Ausbau des Gefässsystems kommen später die sogenannten „Sprossen" der Gefässwand in Betracht: der Leib einer mesodermalen Zelle ist in Verbindung mit der Endothelröhre durch einen trichterförmigen Fort-

satz: allmählich wird dieser hohl, erst dringt nur Serum, dann ein Blutkörperchen in den Trichter und von dort aus in den Zellenleib ein, der sich so in einen kapillaren Zweig des Gefässsystems umwandelt. Dadurch dass dieser Vorgang an mehreren Stellen auftritt und mesodermale Zellen, die mit der neu entstandenen Zelle anastomosieren, ebenfalls hohl werden, entsteht ein kapillares Netz, in welchem übrigens einzelne Bahnen sich auch vergrössern können. Überdies sollen Stränge mesodermaler Zellen, welche an beiden Enden an Blutgefässe anstossen, sich dadurch in eine Blutbahn verwandeln, dass diese Stränge erst durchgängig werden für Serum und dann auch für Blut. Die Gefässwand entsteht in diesen Fällen wie bei den Endothelröhren aus den mesodermalen Zellen, welche den ursprünglich soliden Strang hergestellt hatten.

Die starke Wandung der grösseren Gefässe entsteht später aus dem umgebenden mesenchymatösen Gewebe, ist also ein sekundärer Vorgang. — Manche Autoren nehmen an, dass die Gefässe in den Leib des Embryo hineinwachsen, sei es von dem Dottersack, sei es von der Area vasculosa aus. Zur Zeit liegen keine zwingenden Gründe vor, die Entstehung von Endothelröhren auch im Inneren des Embryo zu bestreiten. — Eine Beteiligung von Entodermzellen bei dem Aufbau der grossen Gefässe des Kopfes und Rumpfes ist behauptet, aber noch nicht hinreichend bewiesen worden. Zur Zeit ist an dem Satz festzuhalten, dass Endothel stets aus Endothel hervorgeht (Rabl). — Ob die Endothelröhren von ihrer inneren Oberfläche aus in der Area vasculosa der Amnioten, oder auf dem Dottersack rote Blutkörperchen bilden, ist viel diskutiert worden; allein noch immer ist die Voraussetzung berechtigt, dass Hämatoblasten nur von Hämatoblasten abstammen. Sobald einmal Zellen spezialisiert sind, also eine bestimmte Zellenspecies entstanden ist, pflanzt diese sich nur in dieser einen Richtung fort und kehrt nicht mehr zu der Kollektivform zurück. Rückschlag auf die Kollektivform geschieht vielleicht in pathologischen Fällen, bei Neubildungen, in denen Zellen embryonale Eigenschaften unter dem Einfluss bestimmter Reize wieder aufs neue gewinnen, aber nicht im Verlaufe des normalen Entwickelungsganges. — Die Lehre, dass die roten Blutkörperchen durch Umbildung von Leukocyten entstehen, besitzt in der neueren Zeit wenig Anhänger mehr.

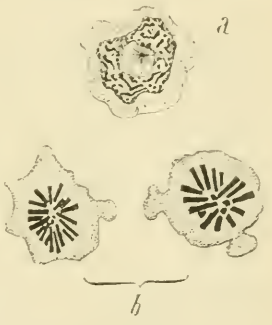


Fig. 302.
Leukocyten in der Teilung. Nach Flemming. *a* ringförmiger Kern, *b* Mitosis.

Bei den Säugern und dem Menschen sind unter sämtlichen kernhaltigen Zellen des Blutes beinahe zwei pro Mille in Mitose. Im Blute des erwachsenen Kaninchens befindet sich also ungefähr 1 000 000 in Mitose, eine genügende Zahl, um in 24 Stunden ein Zwanzigstel der im Blut strömenden Gesamtzahl farbloser Zellen zu erneuern, ganz abgesehen von denen, die noch durch die Lymphe zugeführt werden (Spronk). Daraus ergiebt sich, dass nicht bloss während der Entwickelung, sondern auch durch das ganze Leben hindurch farblose amöboide Zellen durch mitotische Teilung ihresgleichen produzieren

Gefässblatt

können. — Teilung der Leukocyten ohne Mitose nur durch Fragmentierung ihrer Kerne liefert wahrscheinlich nur Abkömmlinge, welche zum Untergang bestimmt sind, obwohl sie zunächst noch lange in den Geweben und Säften weiterleben können. Die amitotische Teilung ist bei Protozoen, wo sie vorkommt, wahrscheinlich ebenfalls eine sekundäre Erscheinung. — Bei den Reptilien und Vögeln kommt es in der Keimhaut im Verlauf der Gefässbildung zu einer ausgedehnten Anlage von Endothelröhren. Man spricht deshalb auch von einem Gefässblatt. Bei dem Hühnchen von 24 Ursegmenten (Fig. 63) bildet dieses Gefässblatt eine Schichte zwischen Entoderm und visceralem Blatt des Mesoderm. Von der Fläche gesehen erscheint dieses Blatt fast wie ein Kreis. Nur am vorderen Rande findet sich ein Ausfall.

Bizzozero et de la Torre, Arch. ital. de Biol. T. 4. 1883. — Arnold, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887. — Flemming, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891. — van der Stricht, Arch. de Biol. (belgique). Tom. 12. 1892, mit über hundert Litteraturangaben.

Das Lymphgefässsystem.

Das Lymphgefässsystem tritt in der Keimhaut des Hühnchens als ein Netz anastomosierender Endothelröhren auf, welche mit dem Cölom des Embryo und zwar sowohl mit dem embryonalen als mit ausserembryonalen zusammenhängen (am Ende des dritten Tages). Diese Lymphbahn erreicht nach aussen durch ein terminales Ringgefäss ihren Abschluss; sie hat in ihrer übrigen Anordnung Ähnlichkeit mit dem Blutgefässsystem der Keimhaut, besonders mit denjenigen Kanälen, welche grössere Blutgefässe begleiten. Dieser erste Lymphkreislauf hat noch keine Verbindung mit dem Blutkreislauf, aber bald kommt es zur Bildung eines Ductus thoracicus, sobald die Verbindung mit dem Blutgefässsystem hergestellt wird. Diese wichtige Etappe in der Entwickelung ist der zweite Lymphkreislauf, der sowohl diese Verbindung als jene mit dem Cölom und seinen verschiedenen Abteilungen beibehält.

Die Organe, in welchen Lymphzellen gebildet werden, treten später auf, so die Peyerschen Haufen im sechsten Monat, die Lymphknoten erst um die Mitte der Fötalzeit (Kölliker). Das Auftreten der Lymphknötchen des Darms unterliegt dagegen Schwankungen; man kann sie bei gut ausgebildeten Föten finden, während andererseits auch erst Neugeborene die Anlagen erkennen lassen: dies gilt namentlich für die Haustiere. Die Knötchen entstehen in dem jugendlichen Bindegewebe der Schleimhaut und den angrenzenden Teilen (dem Mesenchym) der Submucosa durch mitotische Teilung der fixen Bindegewebszellen. Sowohl die einzelnen Gebilde dieser Art (solitäre Lymphknötchen) wie die in Haufen vorkommenden, die Peyerschen Haufen, werden von Bindegewebe umschlossen. Ähnlich ist die Entstehung der zusammengesetzten Lymphknoten. Sie gehen aus einem kernreichen, die Wandung von Lymphräumen bildenden jugendlichen Bindegewebe hervor; bald treten Trabekeln auf, und eine das gesamte Organ umschliessende Kapsel. In dem Centrum der einzelnen Knötchen be-

ginnt die Leukocyten-Produktion, während gleichzeitig das ganze Organ beträchtlich wächst.

Die Tonsillen bilden sich um das Ende des dritten Monats, die Zungenbälge um den achten Monat. Siehe Entwickelung der Mundhöhle.

Das frühe Auftreten von Lymphgefässen in der Keimhaut ist bisher nur von den Vögeln nachgewiesen worden.

Die Milz, deren nahe Verwandtschaft mit den Lymphknoten längst bekannt ist, entsteht sehr früh, beim Hühnchen schon am fünften Tage in der Nähe des Pankreas (Remak). Für die Säugetiere und den Menschen ist das Mesogastrium und zwar das Mesoderm des Magengekröses die Stelle, in welcher Zellenhaufen miteinander verbunden sind und zu immer grösseren und kompakteren Mengen anwachsen. Knopfartige Vorsprünge, Anhäufungen von Leukocyten bilden die ersten Anlagen der Malpighischen Knötchen. Bald treten mit dieser Anlage Blutgefässe in Verbindung und eine scharfe Umgrenzung durch bindegewebige Züge deutet auf die Entstehung der Kapsel. Milz.

Bei einem menschlichen Embryo von 10 mm Länge ist nichts von einer Milz zu sehen, dagegen bei Embryonen von 20 mm sind kleine Knötchen zu einem Haufen vereinigt, im Mesogastrium zu finden. Die Beziehungen der Milzentwickelung zu den Blutgefässen, namentlich zu den Venen, ist bei den höheren Tieren noch nicht festgestellt. Bei den Fischen (bei Acanthias und der Forelle) steht die Milz sofort bei ihrer Anlage in innigem Zusammenhang mit der Vena subintestinalis. Sie tritt auch dort in dem Urdarmgekröse als eine Verdickung auf, einige Zeit nach der Anlage der Leber, des Pankreas und besteht aus mesodermalen anastomosierenden Zellen, an deren Anhäufung das Cölomepithel nicht den geringsten Anteil hat. Diese anastomosierenden Zellen bilden nun teilweise weite Maschen, in welche sich das Blut der Subintestinalvene ergiesst. Schritt für Schritt wandeln sich die Gewebsmaschen in Venen um, welche wie Endothelröhren aussehen. Die übrigbleibenden mesodermalen Zellen liefern weisse und rote Blutkörperchen und das Reticulum, in das die Venen ausmünden. Das Entoderm des Darms ist von dem Aufbau der Milz durch einen scharfen Kontur geschieden.

Die Entstehung der Leukocyten aus den Zellen des Reticulum der Milz ist besonders bei Fischen nachweisbar, weil das Organ einfacher und für die Untersuchung solcher Fragen durchsichtiger gebaut ist. Ein Zusammenhang mit dem Entoderm des Darmrohres ist nicht erkennbar, während ein solcher bei höheren Formen wiederholt angegeben, aber ebenso oft bestritten ist.

Budge, A., Arch. f. Anat. 1887. — Flemming, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34. 1885. — Stöhr, Festschr. f. Nägeli und v. Kölliker. Zürich 1891. — Laguesse, Journ. de l'Anat. Bd. 16. 1890. — Bonnet (Grundriss a. a. O.) — Foa, Internat. Beiträge zur wiss. Med. Bd. 1. 1891.

V. Entwickelung des Nervensystems.

a) Das Centralnervensystem.

Allgemeines.

Das Centralnervensystem legt sich nach der Sonderung des Keimes in die drei primären Keimblätter an. Es tritt also sehr früh auf und zeigt

sich in Form einer Rinne, welche der Medianebene entlang von dem vorderen Ende nach dem Canalis neurentericus hinzieht. Diese Rinne, die Medullarrinne, ist beiderseits begrenzt von zwei mächtigen, ebenfalls längs verlaufenden Wülsten, den Medularwülsten (Fig. 303), welche vorn auseinander laufen; diese erweiterte Stelle zeigt schon jetzt die Stelle, wo später die Hirnblasen entstehen. Hinten laufen die Wülste ebenfalls auseinander, nehmen anfangs den Canalis neurentericus zwischen sich und später auch noch die Primitivrinne. Die Medullarwülste erheben sich nun mehr und mehr (Fig. 304), nähern sich, legen sich mit den freien Rändern aneinander und bilden dadurch ein Rohr, das primitive Medullarrohr. Das vorderste und das hinterste Ende stehen noch klaffend offen, während in der Mitte des Verlaufes bereits ein Kontakt der Ränder besteht; noch hat aber keine Verwachsung stattgefunden und die Verbindung mit dem äussern Keimblatt ist noch nicht unterbrochen. Immerhin ist damit eine Sonderung des äussern Keimblattes in zwei Bezirke eingetreten, in das Hornblatt und in die eingerollte Medullarplatte. Aus dieser Medullarplatte entsteht die Nerven- und Gliasubstanz, sowie das Ependym des centralen Nervensystems, während Gefässe und Hirnhäute mesodermaler Herkunft sind. Das Nervensystem und die empfindenden Apparate der Sinnesorgane stammen aus dem Ektoderm. Das ist ein wichtiges Ergebnis der vergleichend embryologischen Studien, das auch für Wirbellose gilt.

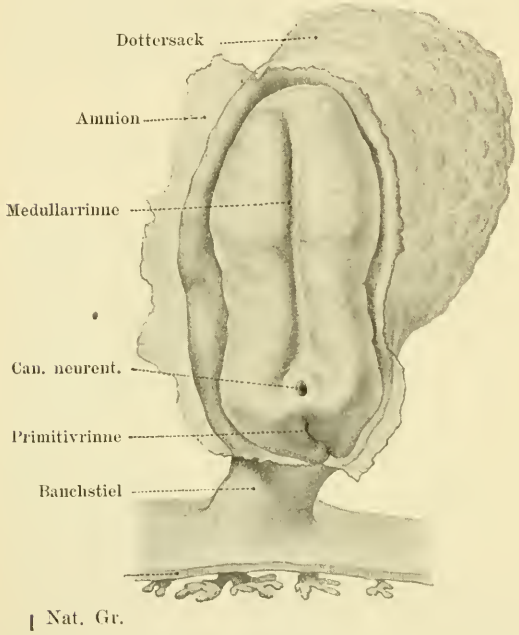


Fig. 303.

Menschlicher Embryo mit Primitivstreifen, Medullarfurche und Medullarwülsten, ohne Urwirbel. Das Amnion geöffnet. Länge 2 mm. Dorsalansicht. Nach Graf Spee. Rekonstruktion.

Eine Modifikation des eben geschilderten Entwickelungsganges findet sich bei den Knochenfischen und Cyclostomen. Aus der Medullarplatte entsteht zunächst ein solider Zellstrang, der in Form eines Keils in die Tiefe wächst. Nachdem seine Abschnürung vom Hornblatt erfolgt ist, entsteht nachträglich ein Medullarrohr.

Das Medullarrohr umschliesst einen mit Urlymphe erfüllten spaltförmigen Raum, den embryonalen Centralkanal. Mit der Erweiterung im Bereich des späteren Gehirns wandelt er sich in die Hirnhöhlen um, die namentlich im Grosshirn einen beträchtlichen Raum einnehmen. Im Rückenmark wird dagegen der embryonale Kanal beträchtlich eingeengt. In der frühesten Zeit (menschliche Embryonen von 2,5 mm Länge) ist das Medullarrohr zwischen der Stammzone und ihren Urwirbeln noch sichtbar. Bald nehmen aber die letzteren so an Umfang zu, dass es von der Oberfläche hinweg in die Tiefe der Stammzone versenkt wird. Während so die Entwickelung hinten langsam fortschreitet, herrscht vorn rasches Wachsthum (Fig. 304). Das Medullarrohr hat sich geschlossen (Embryo von 20 Ursegmenten) und es sind drei umfangreiche Erweiterungen entstanden, welche durch zwei seichte ringförmige Einschnürungen voneinander getrennt werden, nämlich die primitiven Gehirnblasen, welche in der Reihenfolge als vorderes, mittleres und hinteres

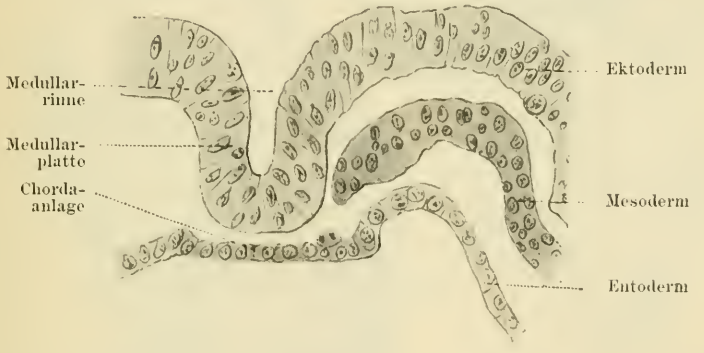


Fig. 304.
Schnitt durch die Keimhaut eines menschlichen Embryo von 2,0 mm Länge, in der Gegend der Kopfplatten. Nach Graf Spee. Vergl. Fig. 303.

Gehirnbläschen bezeichnet werden (Fig. 120, S. 199). Nur die beiden ersten haben rundliche Form, die hintere ist langgestreckt und geht ohne bestimmte Grenze in das Rückenmark über. Aus diesen drei embryonalen Gehirnblasen entstehen die drei grossen Hauptabteilungen des Centralnervensystems bei dem Erwachsenen: das Prosencephalon (Vorderhirn), Mesencephalon (Mittelhirn), Rhombencephalon (Rautenhirn).

Die vordere Gehirnblase biegt sich im rechten Winkel nach unten, stellt den Gehirnwulst dadurch her und bedeckt das in der Nähe liegende Ende der Chorda. Durch diese Biegung nähert sich die vordere Gehirnblase der dritten oder hintern. Die einspringende Bucht, welche dadurch an der Basis entsteht, wird später von der Hypophysis eingenommen, einem Organ, das als ancestrales Gebilde von grossem Interesse ist. Diese drei Gehirnbläschen bilden sich sehr rasch um:

es entstehen aus ihnen alle jene Abteilungen, welche die systematische Anatomie in dem Ausdruck Gehirn zusammenfasst. Aus den Vorderhirnbläschen gehen hervor: Die Hemisphären des Grosshirns, zunächst in Form einer unpaaren, halbkugeligen Ausweitung; die Scheidung dieser unpaaren Hemisphärenblase in eine rechte und linke vollzieht sich bei dem menschlichen Embryo zu Ende der 4. Woche durch eine Längs-

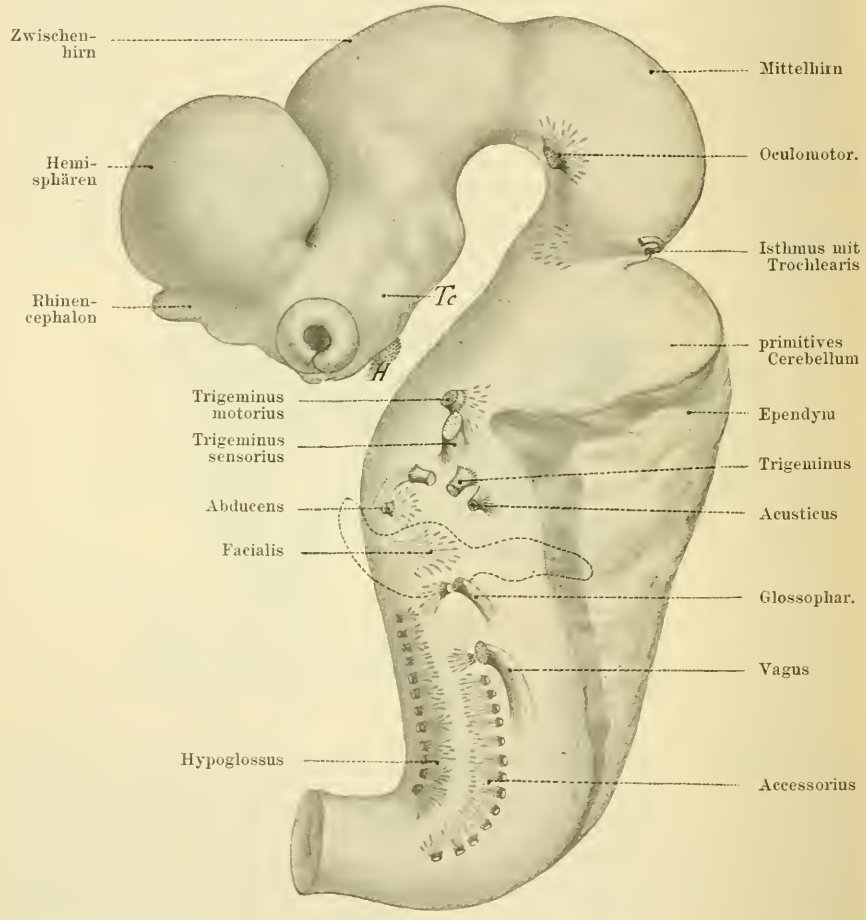


Fig. 305.

Gehirn und Ursprung der Hirnnerven. Menschlicher Embryo von 10 mm Nackenlänge. Nach einer Rekonstruktion, etwa 18 mal vergr. Nach His. *Tc* Tuber cinereum, *H* Hypophysis.

leiste. In die Hemisphärenblasen setzt sich der Medullarkanal fort. Er heisst dort später Seitenventrikel, und die Wandungen selbst: Hemisphären des Grosshirns. Was nach der Entstehung der Hemisphärenblasen von dem Vorderhirnbläschen übrig bleibt, heisst Zwischenhirn. An ihm treten folgende neue Bildungen auf:

1. Die Augenblasen, welche sich sofort seitlich wenden; sie werden später in das Innere des Augapfels eingeschlossen, während das noch längere Zeit hohle Verbindungsstück zwischen Augapfel und der vordern Hirnblase sich in den Nervus opticus umwandelt;

2. Der cerebrale Teil der Hypophysis oder des Hirnanhanges, an der Basis des Zwischenhirns;

3. Die Epiphysis oder die Zirbeldrüse an dem Dach des Zwischenhirns und

4. Der Thalamus opticus, der Sehhügel, der im ausgebildeten Zustande mehrere Einzelheiten der Struktur aufweist.

Aus der mittleren Hirnblase entsteht das spätere Mittelhirn, nämlich die Hirnschenkel, Crura cerebri an der Basis und die Vierhügel (Corpora quadrigemina) an der Decke, um nur die wichtigsten Teile zu nennen.

Die hintere Hirnblase lässt aus dem Boden und den Seiten die Medulla oblongata hervorgehen, aus dem Dach (kaudal) Ependym, nasalwärts einen komplizierten Hirnabschnitt, das Cerebellum oder Kleinhirn (Fig. 305). Der Pons Varoli verdankt seine Ausbildung Fasern, welche am Boden der hintern Hirnblase beide Hälften des Kleinhirns verknüpfen. Die hintere Hirnblase setzt sich in das röhrenförmige Rückenmark fort. In allen Wirbeltieren mit Ausnahme der Acranier zeigt das Gehirn jene oben hervorgehobene Dreiteilung während der Entwickelung.

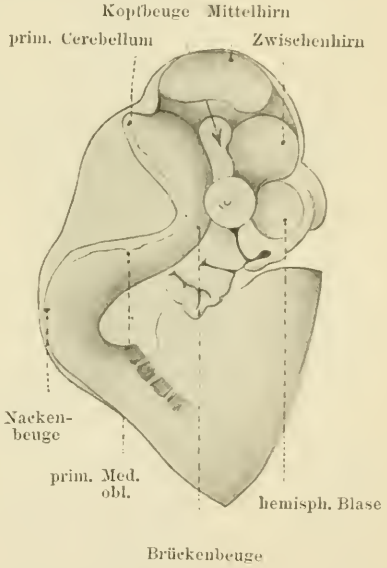


Fig. 306.

Vorderrumpf. Menschl. Embryo, 10 mm Länge, mit den Krümmungen des Medullarrohres. 14 mal vergr.

Die Herkunft des Nervensystems aus dem Ektoderm ist für die Wirbeltiere und auch für manche Abteilungen der Wirbellosen sichergestellt, z. B. für die Arthropoden. Der Bauchstrang geht aus einer einfachen oder doppelten Verdickung hervor. Die Hirnganglien sind in Zusammenhang mit dem Bauchstrang und stammen direkt vom Ektoderm. Die Nerven sind lediglich Fortsetzungen der Nervenzellen. Jener Teil des Nervensystems, der frontal vor dem Mund liegt (präoral) ist immer mit dem Auge verbunden, würde also der Vorderhirnblase der Vertebraten vergleichbar sein. Lankester nennt es zutreffend Archicerebrum. Alle Nerven, die von ihm ausgehen, versorgen die präorale Region des Kopfes. Auch bei den Wirbellosen wird das centrale Nervensystem von der Oberfläche in die Tiefe verlegt. Bestimmte Zellengebiete des Ektoderms erhalten säulenförmige, hohe Zellen, die sich rasch vermehren. Sie werden dann in das Mesoderm eingebettet und differenzieren

sich in Nervenzellen und Nervenfasern. Bei dem Regenwurm (Lumbricus) entwickelt sich das Nervensystem von dem Ektoderm in Form zweier Wülste zu den Seiten einer ventralen Rinne. Die beiden Wülste verwachsen bald und Nervenknoten treten segmental auf (Kleinenberg, Hatschek).

Das Rückenmark folgt bei seiner Anlage den allgemeinen Gesetzen der Entwickelung. Zuerst wird mit dem Gehirn nur der vordere Teil des Rückenmarkes angelegt, worauf dann nach und nach, von vorn nach hinten, immer neue Abschnitte sich bilden. Bei den Vögeln entstehen die neuen Abschnitte in der Art, dass die Fortsetzung der Medullarrinne einsinkt und sich dann zu einem Rohr schliesst. Bei Embryonen von 13 Urwirbeln ist meist die ganze Rückenfurche geschlossen, und von diesem Zeitpunkt an bildet sich das Mark an dem hinteren Ende als geschlossenes Rohr fort. Das Medullarrohr ist also einer beträchtlichen Verlängerung fähig, ohne vorher das Stadium der Medullarrinne durchzumachen. Dasselbe ist bei den Säugetieren und dem Menschen der Fall. Am hintersten Ende treffen sich Chorda, Neuralrohr und Ektoderm und hängen für kurze Zeit durch Zellen miteinander zusammen. Chorda und Neuralrohr halten also im Wachstum anfangs gleichen Schritt (bei menschlichen Embryonen bis zum 3. Monat); dann aber tritt eine raschere Entwickelung der Wirbelsäule ein, während das Rückenmark zurückbleibt. Im 6. Monat reicht es noch bis an den Beginn des Sakralkanales; im 9. Monat noch bis an den 3. Lendenwirbel, bei dem reifen Organismus nur noch bis zur Mitte oder bis zu dem Ende des ersten Lendenwirbels.

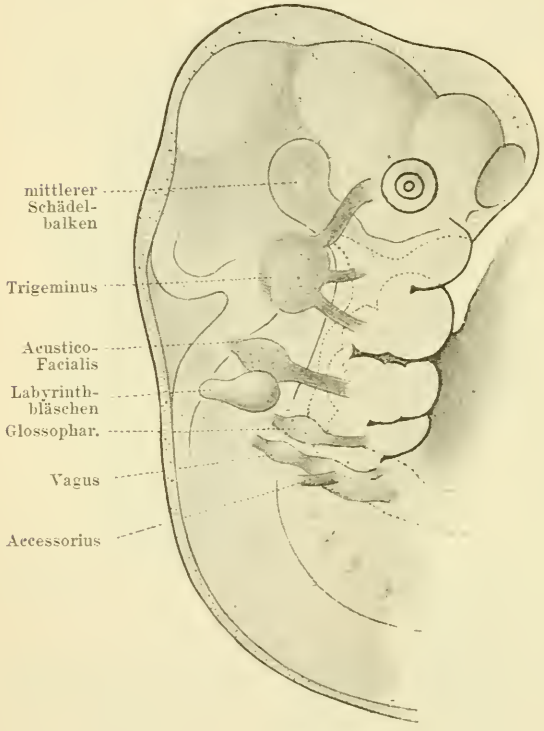


Fig. 307.
Hirnnerven. Kopf eines menschlichen Embryo von 10 mm Länge. Nach His. 36 mal vergr.

Beugen.

Das Centralnervensystem erfährt schon in der frühen Entwickelungsperiode starke Biegungen, die man als „Beugen“ bezeichnet hat. Die Fig. 305 giebt davon bereits eine Übersicht, allein sie wird dadurch etwas abgeschwächt, dass das ganze Medullarrohr in die aufrechte Körperstellung gebracht wurde. Ergänzend wirkt in dieser Hinsicht die kleine Figur 306. Kopfbeuge heisst die gesamte Krümmung, welche die Gehirnblasen beschreiben. Der eine Schenkel ist nach abwärts gerichtet und wird von den Hemisphärenblasen und dem Zwischenhirn gebildet; der andere wird von der Mittel- und Hinterhirn-

blase hergestellt. Der höchste Punkt, der „Scheitelhöcker" gehört der Decke der Mittelhirnblase an. Diese Kopfbeuge umschliesst einen nach oben etwas erweiterten Raum, in dem sich der mittlere Schädelbalken (Rathke) ausbreitet. An dieser Kopfbeuge werden aber noch ein paar Stellen durch besondere Namen hervorgehoben, weil sie bestimmte Orientierungspunkte für die Beurteilung des späteren Ausbaues darstellen. Brückenbeuge heisst jene Krümmung, an der später die Brücke entsteht. Sie befindet sich dort, wo Kleinhirnanlage und Mittelhirn ineinander übergehen. Nackenbeuge ist die Krümmung an der Grenze zwischen verlängertem Mark und Rückenmark (Fig. 306). Diese Krümmungen des Neuralrohres kommen schon bei den Selachiern vor, allerdings mit einigen Abänderungen, sind also unabhängig von der Körperkrümmung.

Die starken Krümmungen des Medullarrohres bringen die aus dem Gehirn hervorwachsenden motorischen Nerven in die nächste Nähe zu ihrem Verbreitungsgebiet und umgekehrt ist der Weg für die sensibeln Nerven, welche von der Peripherie zu den Ganglien hinwachsen, auffallend kurz. Bei Embryonen von 10,5 mm Nackenlänge sind schon viele Nervenstämme entwickelt und haben ihre peripheren Verbreitungsgebiete erreicht, wie dies z. B. mit denjenigen Kopfnerven (Fig. 307) der Fall ist, die dort abgebildet sind. — Die Beziehungen des Hirnrohres zu dem Kopfe sowohl an der dorsalen als an der ventralen Seite (Fig. 306) lehren, dass sich die Brückenbeuge mit dem Nervus trigeminus dem Auge, dem Ober- und Unterkiefer zunächst befindet, so dass der Ramus ophthalmicus, -supramaxillaris und -inframaxillaris nur eine Weglänge von 0,5—0,8 mm zurückzulegen haben, um die Mitte des Ober- und Unterkiefers zu erreichen. Dasselbe ist mit dem Glossopharyngeus der Fall, der dicht am Ende des Kopfdarms zusammen mit dem Vago-Accessorius verläuft. Der Vagus befindet sich im Bereich der Branchialbogen, welche zum Aufbau des Kehlkopfes und seiner Muskeln verwendet werden, kreuzt die Lungenanlage und den Vorderdarm, aus dem Oesophagus und Magen hervorgehen und liegt gleichzeitig an der dorsalen Wand des Pericardiums, so dass auch alle seine Äste, samt den Herzzweigen schon nach kurzem Verlauf, der nur ein paar Linien beträgt, in die betreffenden Organe eindringen können. Im Innern des Medullarrohres sind die Umwandlungen nicht minder beträchtlich, als jene, welche bisher aussen an der Form, hervorgetreten sind. Die früher einfache Lage der Ektodermzellen vermehrt sich, es zeigen sich Spezialisierungen, wodurch verschiedene Zellenarten entstehen. Es unterscheiden zunächst zwei Arten: Die primitiven Nervenzellen oder Neuroblasten und die primitiven Stützzellen oder Spongioblasten; dann folgt eine bestimmte Gruppierung der neuen Elemente, wodurch die motorischen Nervenwurzeln und die sensibeln Ganglien bemerkbar werden. Nervenstämme entstehen, die sich verzweigen und Blutgefässe dringen ein. Durch all diese Vorgänge entsteht eine Verdickung des Neuralrohres, die aber nicht an allen Stellen gleichmässig ist.

Im Rückenmark liegen die Prozesse am klarsten vor. Der histogenetische Prozess läuft dort in folgender Weise ab: die in das Medullarrohr aufgenommenen Ektodermzellen vermehren sich durch Mitose. Es
Keimzellen. entstehen dadurch die Keimzellen (His), die sich bei allen Wirbeltieren mit Ausnahme der Amphibien in der jüngsten, dem Centralkanal anliegenden Schichte vorfinden. An der ventralen Hälfte des Medullarrohres gehen schon sehr früh aus den Keimzellen Nachkommen hervor, die nicht mehr den frühern Zellen gleichen, sondern einen deutlichen peripheren Fortsatz, eine motorische Nervenfaser, entsenden (Fig. 308). Auf dieser Entwickelungsstufe heissen die Zellen Neuroblasten. Der Fortsatz überschreitet rasch die Grenzen des Medullarrohres und gelangt durch das umgebende Mesoderm direkt zu seinem Endorgan,
Neuron. dem Myotom und damit zu den Muskeln, die er zu innervieren hat.

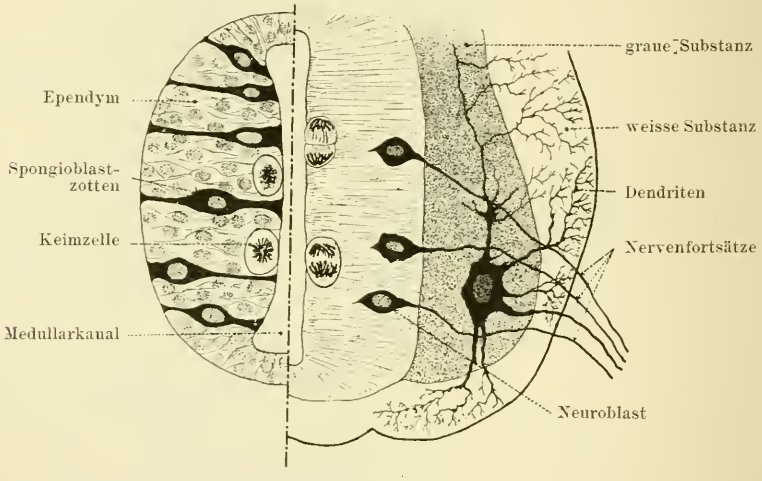


Fig. 308.
Querschnitt durch das Rückenmark eines Hühnchens. Links 2. Tag, rechts 5. Tag.

Unterdessen wandert der Neuroblast selbst vom Centralkanal nach der Seite hin, verlässt die um den Centralkanal befindliche Ependymzone (Fig. 308) und entwickelt nunmehr protoplasmatische Ausläufer, die sich verlängern und durch fortschreitende Teilungen weitere Ausbildung erfahren (Fig. 309). Damit ist der eigentliche Neuron, die Nerveneinheit, vollendet, die sich nunmehr in vielen Varianten im ganzen Bereich der grauen Substanz entwickelt. Für die protoplasmatischen Fortsätze ist die Bezeichnung Dendriten im Gebrauch. Während die Nervenzellen in der grauen Substanz liegen bleiben, gehen die Dendriten über dieselbe hinaus und beteiligen sich an der Bildung der weissen Substanz des Rückenmarkes (Fig. 308).

Die zweite Art von Zellen, die sich an dem Aufbau des centralen Nervensystems beteiligt, sind die Stützzellen. Sie gehen aus derselben

Anlage hervor wie die Nervenzellen und entstehen früher als die Neuroblasten. Der Ausgangspunkt der Entwickelung bildet jenes Stadium, in welchem das eben zur Abschnürung gelangte Medullarrohr aus einer einzigen Schichte säulenförmiger Zellen besteht. Unter diesen tauchen bei dem Hühnchen schon am 2. Tage der Bebrütung jene Formen auf, die einen schlanken, spindelförmigen Körper besitzen. Das eine Ende dieser „Ependymzellen" schliesst sich an den Centralkanal mit verbreitertem Cuticularsaum (Membrana limitans interna) an; das andere Ende zieht sich in einen langen Fortsatz aus, der sich durch die ganze Dicke des Rückenmarkes erstreckt, um sich in der weissen Substanz wiederholt zu teilen, ja manchmal förmliche Büschel dort zu bilden. Die Fasern hören dann an der Peripherie mit Endknötchen auf. Neben den Empendymzellen giebt es noch andere Arten von Gliaelementen, die aus derselben Quelle stammen, unter dem Namen der Stützzellen bekannt sind und anfangs noch radiären Typus aufweisen. Eine dritte Art stellen dann die Spinnenzellen dar, deren Herkunft zum grossen Teil auf die embryonalen radiären Stützzellen zurückzuführen ist.

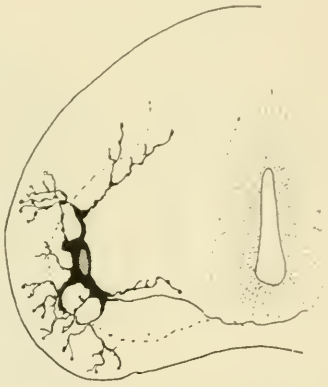


Fig. 309.

Neuron mit Achsenfaser und Dendriten. Der Körper der Zelle liegt in der Zone der grauen Substanz, welche durch eine punktierte Linie angegeben ist. Jenseits in der weissen Substanz verbreiten sich die Dendriten. Die Linien um den Centralkanal zeigen die Ausdehnung der Ependymzone. Nach v. Lenhossék.

Zu diesen Elementen, welche das centrale Nervensystem aufbauen, kommen noch die Ependyme, Zellenlager, die im Bereich des reifen Gehirns oft in der Form von Membranen auftauchen, hervorgegangen aus der Wandung des Gehirnrohres, entweder dadurch, dass sich überhaupt nur Stützzellen aus der ektodermalen Anlage entwickelten, oder dadurch, dass bestimmte Bezirke des Gehirnrohres reduziert wurden auf ein kubisches oder cylindrisches Epithel. Ependym findet sich als Auskleidung der Hirnhöhlen, an der Decke des 3. und 4. Ventrikels im ausgebildeten, wie auch im embryonalen Menschenhirn. Die Plexus chorioidei sind Bildungen der Pia mater und als solche verschieden von den Ependymen, wenn sie auch innige Verbindungen eingehen. Ependyme.

Ependyme kommen bei allen Gnathostomen vor. Die Bezirke des Gehirnrohres, welche in den einzelnen Klassen und Familien in Ependyme verwandelt werden, sind sehr verschieden. Für die Deutung der gleichwertigen Abteilungen verschiedener Wirbeltiergehirne sind die Ependyme sehr wichtig. Auch da, wo sich die Hirnwand nicht über den Wert eines einschichtigen

Epithels erhebt, ist dieses Ependym unerlässlich für den Einblick in die Homologien zwischen den einzelnen Hirnpartien.

Für die Entstehung der Nerven- und Stützzellen siehe His, Abhandl. d. sächs. Akad. Bd. 15. 1889. — Ramon y Cajal. — Retzius, G., Biolog. Untersuchungen. N. F. 5. und 6 Bd. Stockholm. 1893 u. 1894. 4°. — Lenhossék, M. v., Der feinere Bau des Nervensystems. Berlin 1895. — v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. — Für die Ependyme: Rabl-Rückhardt, Arch. f. Anat. 1882. — Burckhardt, R, in Morph. Arbeiten, herausgeg. von Schwalbe. Bd 4. — Vergleichende Anatomie: Miclucho-Maclay, v., Beiträge zur vergleichenden Neurologie der Wirbeltiere. Leipzig 1870.

Innerer Ausbau des primitiven Medullarrohres.

Die Vermehrung der oben erwähnten Elemente geschieht zunächst an den beiden Seitenhälften. Auf das Ependym mit seinen Stützfasern (Fig. 308) lagert sich graue Substanz mit den Nervenzellen, und auf diese folgt erst die Ausbildung der weissen Stränge, die man in ihrer Totalität als Mantel bezeichnet. So schichtet sich der Ring der grauen Substanz auf das Ependym, und die weisse Substanz auf die graue. Noch sind die Schichten einfach (Fig. 310 von einem 4wöchentlichen menschlichen Embryo). Viele Neuroblasten senden ihre Fortsätze in die vorderen Wurzel. Dort, wo später das Vorderhorn auftaucht, stehen die Neuroblasten zum grossen Teil senkrecht zur Achse des Rohres, die übrigen liegen mit ihrem Zellenleib parallel zur Oberfläche. Die sensible Wurzel tritt in der Nähe der Deckplatte ein, um in auf- und absteigender Richtung dicht am Rand fortzuziehen. Der Centralkanal ist noch sehr gross und lässt eine dünne Bodenplatte und eine ebensolche Deckplatte unterscheiden, während die beiden Seitenhälften des Rohres einen ansehnlichen Durchmesser besitzen. Der Centralkanal wird von der achten Woche an kleiner, es erfolgt gleichzeitig eine Abnahme des Ependymlagers, während die übrigen Schichten zunehmen. Die Menge der neugebildeten Elemente scheint den Kanal zu verkleinern. Die graue Substanz zeigt schon die Einteilung in Vorder- und Hinterhörner; die Vorderstränge haben eine ganz bestimmte Form angenommen, besitzen eine bedeutende Ausdehnung, sind aber von den Hintersträngen noch durch eine seichte Furche geschieden. Die einzelnen Abschnitte des Medullarrohres verhalten sich nunmehr im weiteren Verlaufe der Entwickelung verschieden. Die Bodenplatte (Fig. 310) wächst langsam, die Seitenplatten dagegen rasch; sie drängen sich z. B. ventral stark hervor, fassen die Bodenplatte zwischen sich, drängen sie in die Tiefe und in den Grund der vorderen Längsspalte und in den Sulcus longitudinalis anterior hinein (Fig. 311). Dieselbe Erscheinung wiederholt sich an dem dorsalen Umfang des primitiven Medullarrohres oder der Deckplatte. Letztere bleibt ebenfalls gegen die Hinterhörner und gegen die Hinterstränge im Wachstum zurück und wird schliesslich in die Tiefe gedrängt, um in dem Grund der hinteren Längsfurche, in dem Sulcus longitudinalis posterior zu verschwinden.

Vorderhorn, Hinterhorn.

Das Hinterhorn liegt bei menschlichen Embryonen von $4^1/_2$ Wochen noch der Pia mater an, wird dann aber nach und nach von dem Hinterstrang umschlossen, der sich bei menschlichen Embryonen von 28 mm Länge ($8^1/_2$ Wochen) so ausgedehnt hat, dass das Hinterhorn von ihm dorsal umfasst wird. Später drängt sich der Strang zwischen die beiden Hinterhörner hinein. Gleichzeitig entstehen die Gollschen Stränge und damit erhalten die Hinterhörner zum grossen Teil schon jetzt jene Lagerung, die sie auch bei dem Erwachsenen besitzen.

Die Änderungen, welche das primitive Medullarrohr erfährt, geben ein gutes Hülfsmittel an die Hand, um gleichzeitig das Wachstum seiner Wände zu verstehen. Während die Ependymfasern sich nach allen Seiten ausbreiten und das ganze Rückenmark durchziehen, entstehen die Vorder- und Hinterhörner der grauen Substanz, welche allmählich von dem Mantel weisser Fasern

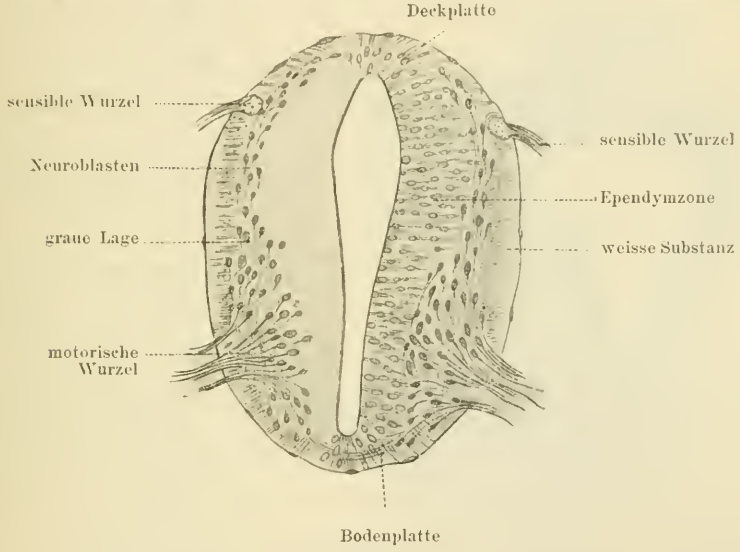


Fig. 310.

Querschnitt durch das Rückenmark eines vierwöchentlichen menschlichen Embryo.

bedeckt werden. Erst im 3. Monat werden die Hinterhörner durch die Gollschen Stränge und die Keilstränge auseinandergedrängt; das Halsmark ist hierin stets dem Lendenmark voraus. Die histologische Entwickelung schreitet ebenfalls von vorn nach hinten weiter wie die Gesamtentwickelung des Körpers. Die Vorderstränge eilen dabei den Hintersträngen voraus (Fig. 310). Der Hinterstrang erscheint auf dem Querschnitt als ein kleines ovales Bündel; seine Vergrösserung erfolgt vorzugsweise nach dem Sulcus longitudinalis posterior hin. Sobald der Hinterstrang das Hinterhorn umgreift, nehmen mehr und mehr jene Fasern der hinteren Wurzel an Menge zu, welche in die graue Substanz eintreten. — Blutgefässe treten in dem Wirbelkanal zuerst bei menschlichen Embryonen von 6,9 mm Länge auf als Arteriae spinales anteriores und posteriores. Von ihnen dringen Gefässsprossen in das Innere des Medullarrohres (Fig. 311 unten bei Embryonen von 10,5 mm); die Zweige der Arteriae spinales anteriores sind denen der Arteriae spinales posteriores voraus.

Demnächst folgen Äste, welche der motorischen und der sensibeln Wurzel entlang in das Rückenmark eindringen. Das Hineinwachsen geschieht in Form spitz zulaufender Sprossen, aus spindelförmigen Zellen gebildet.

Durch das Eindringen der hinteren Rückenmarksstränge in die Tiefe wird der primäre grosse Centralkanal des Embryo allmählich in den sekundären und engen kleinen Centralkanal des Erwachsenen verwandelt. Der sekundäre Kanal entspricht der ventralen Portion des primären.

Entstehung der vorderen, motorischen Wurzeln.

Die motorischen Wurzeln entstehen aus Achsencylindern, die aus den grossen Vorderhornzellen derselben Seite stammen; sie umhüllen sich am frühzeitigsten von allen Nervenfasern des Markes mit Myelin.

Dendriten.

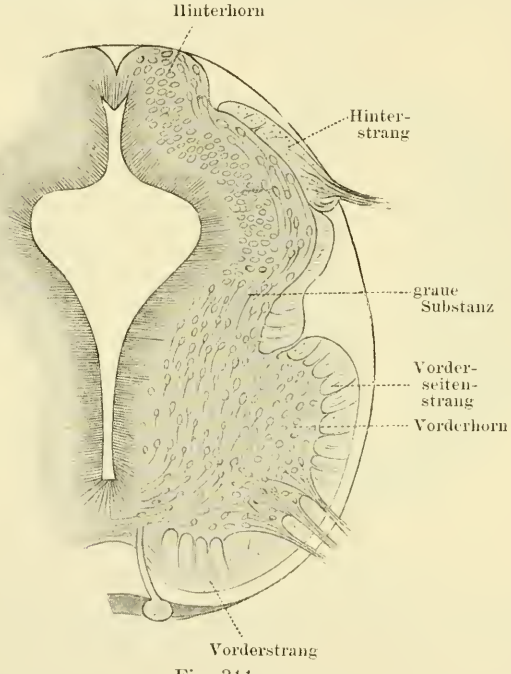


Fig. 311.

Querschnitt durch das Rückenmark eines menschlichen Embryo von 12,5 mm Länge, 4½ Wochen alt. Nach His.

Die Zellen zeichnen sich durch Grösse und durch Umfang und Reichtum der Dendriten aus. Zur Zeit der Geburt beginnt ihre volle Ausgestaltung. Die typische Gestalt ist die Sternform. Von der Peripherie des plumpen Zellkörpers gehen acht, zehn und mehr derbe protoplasmatische Stämme aus und zwar in regelmässig radiärer Anordnung wie Speichen eines Rades; dann folgt die gabelförmige Teilung. Bei dem Menschen finden die meisten motorischen Zellen mit ihren feineren Ästen in der grauen Substanz Platz und nur einige Spitzen der Dendriten dringen in die weisse Substanz. Bei den übrigen Wirbeltieren, auch Säugern, z. B. dem Hund, dringen sie dagegen tief in den Markmantel hinein. Einige derselben durchsetzen die vordere Kommissur und bilden die Dendriten-Kommissur. Der Nervenfaserfortsatz entsteht zuerst, direkt vom Zellkörper (Fig. 308). In der Nähe des Ursprungs entsendet er spärliche Seitenzweige: motorische Kollateralen. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien sind sie bisher nicht gefunden, wohl aber bei den Säugern und dem Menschen. Ihre Zahl schwankt zwischen 1—4, sie verästeln sich, laufen mit feinen Spitzen aus

und heissen im Gegensatz zu den oben erwähnten protoplasmatischen Verzweigungen „Cylindrodendriten".

Nicht alle motorischen Zellen weisen die sternförmige Gestalt auf. Manche haben eine mehr gestreckte Gestalt, welche wahrscheinlich durch die Lagerung zu andern Zellen oder Strängen bedingt ist. — Die weisse Substanz des Rückenmarkes ist bei den Cyclostomen in grossem Umfang von Dendriten durchzogen. Nur die Zellkörper der Nervenzellen liegen in der schmalen grauen Substanz. Die Dendriten breiten sich ausschliesslich in der weissen Substanz aus (Nansen).

Die Entstehung der Spinalganglien und der hinteren, sensibeln Wurzeln.

Die Spinalganglien entstehen bei allen Wirbeltieren aus einem ektodermalen Zellenstreifen, der sich in der ersten Anlage ohne scharfe Grenze beiderseits an die Medullarplatte anschliesst. Diese Ganglienleiste nimmt die vorspringende Firste der Medullarplatte ein (Fig. 312 *A*). Bei dem Verschluss des Medullarrohres (Fig. 312 *B*) verschmelzen sie an einer kleinen Stelle medial miteinander. Allein die Verschmelzung ist keine definitive. Bald folgt ein Herauswandern der Elemente und damit die Herstellung eines Haufens von Ganglienzellen auf jeder Seite. Dieses Verhalten entspricht einem Grundtypus der Ganglienbildung in der Reihe der Vertebraten. Der Ektodermstreifen, aus dem die Ganglienanlagen später hervorgehen, vereinigt sich vorübergehend mit dem Medullarrohr, schnürt sich dann von dem Ektoderm ab, dessen Zellen sich dorsal von dem Medullarrohr nach der Abschnürung vereinigen, um die Grenzschichte wieder herzustellen (Fig. 312 *C*). Die Ganglienanlagen lösen sich dagegen peripher allmählich von dem Medullarrohr unter Vermehrung ihrer Elemente los, sie schalten sich aus dem Medullarrohr aus. Für die weiteren Betrachtungen möge folgendes berücksichtigt werden: Die Anlage des Centralnervensystems enthält in seiner einfachen Form, abgesehen von den motorischen Fasern, welche aus seinen Zellen hervorsprossen, in den Ganglien-

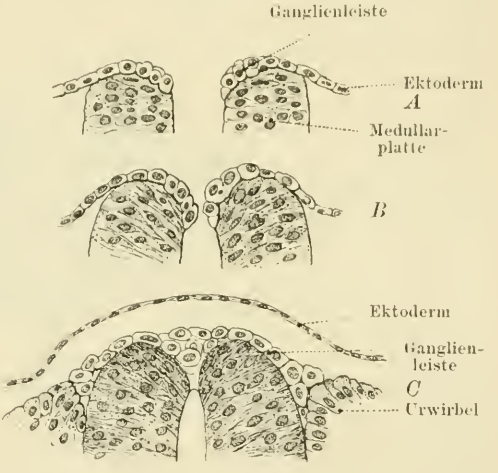


Fig. 312.

Drei Entwickelungsstufen, welche den Schluss des Medullarrohres und die Anlage der Spinalganglien zeigen. Menschlicher Embryo von 13 Urwirbeln, 2,5 mm lang, 14—16 Tage alt. Ganze Figur desselben Seite 310. Nach v. Lenhossék.

Ganglienleiste.

anlagen die Grundlage für die Entstehung der Spinalganglien und in den letzteren gleichzeitig auch der sympathischen Ganglien, somit das ganze Nervensystem mit Ausnahme der peripheren sensibeln Bahnen, welche wohl alle in die Spinalganglien centripetal hineindringen.

Bei einem menschlichen Embryo von 20 Urwirbeln finden sich seitlich vom Medullarrohr zwei selbständige, durch Mesoderm umfasste, ansehnliche Zellgruppen, die Spinalganglien. Dasselbe Verhalten ist bei noch jüngeren menschlichen Embryonen (von 2,6 mm Länge) aufgefunden; bei einem menschlichen Embryo von 13 Urwirbeln (2,5 mm lang, Alter 14—16 Tage) sind an dem Hinterrumpf die Medullarplatten noch beinahe horizontal ausgebreitet (27 μ dick). Weiter nach vorn nähern sie sich; in der Höhe des letzten (13. Urwirbels) ist die Vereinigung vollzogen. Das Medullarrohr hat auf dem Querschnitt einen breitovalen Umriss, seine Wandung ist an der Deckplatte schmal und besteht aus radiär angeordneten Zellen (Fig. 312). Hinten im Bereich der offenen Medullarrinne liegt auf den radiär gestellten Zellen eine niedrige Schichte von rundlichen Ektodermzellen, welche medial an die radiär gestellten Zellen des Medullarrohrs sich auf das engste anschliessen, die Ganglienleiste des Menschen (Fig. 312); sie wird zunächst noch inniger mit den Zellen des Medullarrohres verbunden (schon im Bereich des 12. Urwirbels). Noch höher oben hebt sie sich mehr und mehr wieder deutlich ab in Form eines Keiles, der wie ein Verschlussstück die früher klaffende Spalte der Medullarrinne erfüllt (Fig. 312 *B*). Nunmehr schicken sich die Zellen des Keiles, welche wie ein Teil des Medullarrohres erschienen, zur Auswanderung an; anfangs schiebt sich nur eine einzige Zelle seitlich hinaus, bald folgen mehrere (3—4) nach, und dann (im Bereich der ersten Halswirbel) wird diese Auswanderung noch stärker [1]). Ungefähr 12 Zellen auf jedem Schnitt dringen nach beiden Seiten hin hervor, folgen der Konvexität des Medullarrohres und stellen, sich vermehrend, einen Zellenhaufen dar, der zwischen Medullarrohr und Urwirbel liegt und als Anlage des Ganglion spinale die seit lange bekannte Form aufweist. Es hängt jetzt nur medial mit dem Medullarrohr zusammen, das verdickte Ende liegt dagegen frei in dem Mesoderm an der ebenerwähnten Stelle (Figg. 312 *C* u. 313). Bei dem 14 Tage alten Embryo giebt es auch noch keine centripetalen Ausläufer der Zellen des Spinalganglions. Ihr Auftreten gehört einer spätern Phase der Entwickelung an. Die aus der Verschlussnaht des Medullarrohres heraustretenden Gruppen der Ganglienzellen zeigen Andeutungen einer segmentalen Anordnung, die sich nicht in einer totalen Unterbrechung, wohl aber in dem Wechsel von Ab- und Anschwellung bemerkbar macht. Die Ganglienanlagen liegen nicht zwischen den Urwirbeln, sondern dicht an ihrer medialen Fläche, also protovertebral (bei den Menschen, den Säugern und bei der Ringelnatter)

Die Ganglien legen sich der Rundung des Medullarrohres entsprechend schliesslich an die mediale Seite der inzwischen deutlich gewordenen Myotome. Aus diesem primitiven, sensiblen Ganglion treten dann bald die mit Wanderungsvermögen ausgestatteten Stammzellen des Sympathicus hervor. Der Rest der Ganglien vergrössert sich durch reichliche mitotische Teilung der Zellen und bildet die länglichen Spinalganglien des Rückenmarks oder im Bereich des

[1]) Lenhossék, M. v., Arch. f. Anat. 1891.

Gehirns die cerebralen Ganglien des Trigeminus, Acusticofacialis und der Nerven der Vagusgruppe. Während des Herabgleitens nehmen die Zellen spindelförmige Gestalt an. Jede der Spitzen wächst in eine Nervenfaser aus, wovon die centrale als hintere Wurzelfaser in die dorsale Partie des Markes unter Bildung des primären Hinterstranges hineinwächst, die andere als periphere sensible Faser den Körper durchsetzt, um sich an den sensiblen Endbezirken zu verteilen. Die Spindelform der Zellen findet sich in den Spinalganglien des Hühnchens schon am 3. Tage. Die Nervenzellen der Spinalganglien weisen mit verschwindend geringer Zahl bei allen Wirbeltierembryonen die geschilderte bipolare Beschaffenheit auf, auch bei dem Menschen (His). Bei den ausgewachsenen Individuen finden sich aber bekanntlich unipolare Zellen. Schon bei den Fischen kommen zuweilen solche vor. Von den

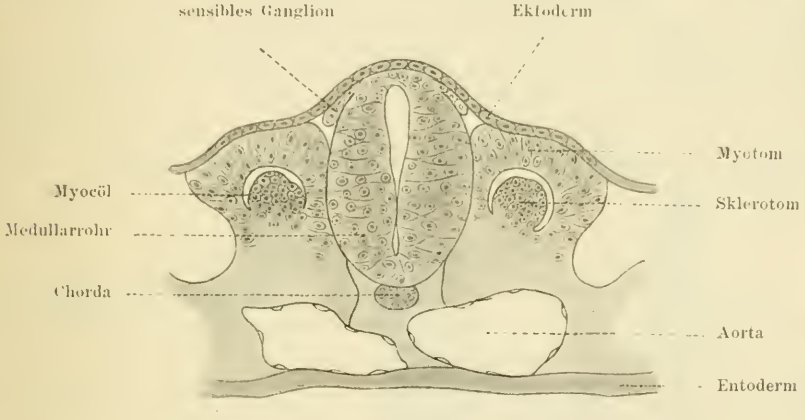


Fig. 313.

Querschnitt von einem Hundeembryo mit noch weit offenem Darm. 160 mal vergr. Die Zellen sind mit Objektiv 7 Hartnack eingezeichnet. Nach Sagemehl, Diss. Dorpat 1882.

Amphibien an aufwärts werden die während der Entstehung bipolaren Zellen nach und nach alle von jener Umwandlung betroffen, die sie äusserlich unipolar macht, auch innerhalb der Ganglien der Hirnnerven. Nur das Ganglion nervi acustici und zwar sowohl das Ganglion spirale cochleae als das Ganglion vestibulare und zwar bei allen Vertebraten mit Einschluss des Menschen machen hiervon eine Ausnahme. Sie besitzen zeitlebens bipolare Elemente.

Für das Hühnchen und die höhern Vertebraten erklärt sich der Vorgang aus dem Umstande, dass die ursprünglich gleichmässig verteilten Zellen an die Peripherie des Ganglions rücken, dadurch die Ausläufer aneinander geraten und sich aneinander legen. Eine prinzipielle Bedeutung besitzt diese Verschiedenheit der Zellen nicht. Die unipolaren Zellen der höheren Wirbeltiere sind in Wirklichkeit nichts anderes als bipolare Zellen, wie sie es bei der ersten Entstehung waren. — Die Untersuchung des Hautnervensystems der Wirbellosen legt die Vermutung nahe, dass die Zellen der Spinalganglien

der Wirbeltiere von Sinneszellen abstammen, die bei den Vorfahren einst im Epithel der Haut eingeschlossen waren. Bei dem Regenwurm liegen in der Epidermis zahlreiche spindelförmige Elemente, die an ihrem untern Ende unter Abgabe von einigen feinen Dentriten direkt in eine Nervenfaser übergehen, die in das Bauchmark eindringt, um sich darin zu verzweigen. Dies ist ein Verhalten, das mit demjenigen der sensibeln Fasern bei den Wirbeltieren vergleichbar ist. Dasselbe Verhalten ist bei einem polychäten Wurm (Nereis), bei Limaciden, Crustaceen, Insekten und Myriapoden nachgewiesen worden, wobei auch schon weitergehende, höhere Stufen bemerkt wurden. Die Zellkörper der Sinneszellen rücken z. B. allmählich unter das Niveau des Epithels, mit dem sie dann nur durch einen peripheren Fortsatz in Verbindung bleiben. Hierin giebt sich bei den Wirbellosen ein einheitlicher Plan kund, der sich bei den Vertebraten in der Art erweitert, dass die Sinneszelle ihre oberflächliche Lage aufgegeben hat. Sie ist in die Nachbarschaft des Centralnervensystems gerückt, mit der Peripherie jedoch in Verbindung geblieben durch die sensible Faser. Die Zellen der Spinalganglien stammen nicht bloss ontogenetisch sondern auch phylogenetisch von Ektodermzellen ab. Das Nervensystem war, das zeigen diese Untersuchungen mehr und mehr, in den Anfängen der Organisation auf der Oberfläche der Haut verteilt, welche mit der Aussenwelt in direkter Beziehung steht. Von der Oberfläche wurde dann ein Teil mehr in die Tiefe verlegt, ein anderer Teil bildet noch heute den Mutterboden für die Entfaltung der Sinnesorgane.

Lenhossék, l. s. c. — Retzius, l. s. c. — vom Rath, Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. B. Bd. 9.

b) Der Ausbau der drei Gehirnblasen.

Jede der drei Gehirnblasen übernimmt nach ihrer Ausbildung eine bestimmte Reihe von Funktionen. Die Kenntniss der Entwickelungsvorgänge erweitert den Einblick in jene Organe, welche den gesamten Körper zu einem harmonisch thätigen Ganzen verbinden. Bei der Vergleichung des embryonalen Gehirns ist folgendes Verhalten zu berücksichtigen: Die Entwickelung der einzelnen Abschnitte ist zwar eine allmähliche, aber eine wechselnde: einzelne Partien häufen grosse Mengen von nervösen Elementen an, andere gar keine, wie z. B. die Ependyme. Die Mittelhirnblase tritt bei den Amnioten und dem Menschen mit einer mächtigen Ausdehnung in der ersten Zeit hervor, um später im Vergleich zu den anderen Hirnblasen einen kleinen Raum einzunehmen. — Die dorsale Wand des Hirnrohres beschreibt stets einen längeren Bogen als die Basis (Fig. 305). Die Länge der dorsalen Abschnitte wächst auch nicht proportional zu der Länge der basalen Abschnitte. Dadurch kommt es zu oft beträchtlichen Verschiebungen, wodurch die Teile der Decke schliesslich nicht unmittelbar oberhalb der basalen Teile liegen. Am auffallendsten ist dies beim Mittelhirn der Fall (Fig. 305) und nicht bloss bei dem menschlichen Embryo. Aber auch bei der Vorderhirnblase werden die Verschiebungen sehr beträchtlich und bei einem ihrer Derivate, das freilich bei den Säugetieren und dem Menschen die höchsten Funktionen übernimmt, bei den Hemisphärenblasen, erreichen diese Verschiebungen einen sehr hohen Grad.

Die Vergleichung findet überall einfache und im hohen Grade übereinstimmenden Aufbau, sobald sie Embryonen ins Auge fasst. Der Reichtum der Variabilität, der sich in den entwickelten Formen des centralen Nervensystems kundgiebt, besteht im Beginn nur in geringem Grade. Die Kluft, welche zwischen dem Ausbau der Hirnblasen bei den reifen Organismen existiert, schwindet mehr und mehr, wenn wir uns dem Beginn zuwenden, der eine ansehnliche Gleichförmigkeit aufweist. Der Entwickelungsgang der Organe in der Schöpfung entspricht auch der embryonalen Entwickelung in dem Individuum. Die anatomischen Bezirke für die einzelnen Hirnfunktionen werden bei dem menschlichen Fötus spät angelegt, manche sind selbst im Neugeborenen noch unvollkommen ausgebildet. Wer sein Augenmerk auf die übereinstimmenden Merkmale richtet, wird belehrt, dass auch der menschliche Embryo wie jeder werdende Organismus in wenigen Monaten noch einmal den ganzen Entwickelungsgang durchmacht, den die Art durchlaufen hat.

c) Der Ausbau der hinteren Hirnblase.

Die hintere Hirnblase, so wie sie in Fig. 305 vorliegt, gestaltet sich im weiteren Verlaufe zu folgenden in der systematischen Anatomie getrennt behandelten Teilen: Medulla oblongata, Cerebellum, Pons; sie werden samt einer schmalen Stelle, dem Isthmus, unter der Bezeichnung Rautenhirn (Rhombencephalon) zusammengefasst. Das Gebiet des verlängerten Markes stellt in der embryonalen Periode den relativ bedeutendsten Teil der hinteren Hirnblase dar (Fig. 305). Es drückt sich darin ein Verhalten aus, das an bleibende Zustände bei niederen Wirbeltieren erinnert. Das Rautenhirn besteht in einer flaschenförmigen Anschwellung des Medullarrohres, die den 4. Ventrikel umschliesst. Im Gegensatz zu späteren Zuständen ist es bei dem 10,2 mm langen Menschenembryo noch vollständig geschlossen. Immer hat es, wie das Rückenmark, bilateral symmetrischen Bau, jederseits: Grund- und Flügelplatte (Fig. 314), ferner dazwischen eine Grenzfurche (Sulcus limitans). Die Boden-, Grund- und Flügelplatten verdicken sich jederseits. Neuroblasten und Spongioblasten treten in Schichten geordnet auf, an diese schliesst sich die weisse Mantelschichte an (Fig. 314). In der Schichte der Neuroblasten tritt sehr bald eine bestimmte Gruppierung auf, es entstehen die Kerne des Glossopharyngeus,

Rautenhirn.

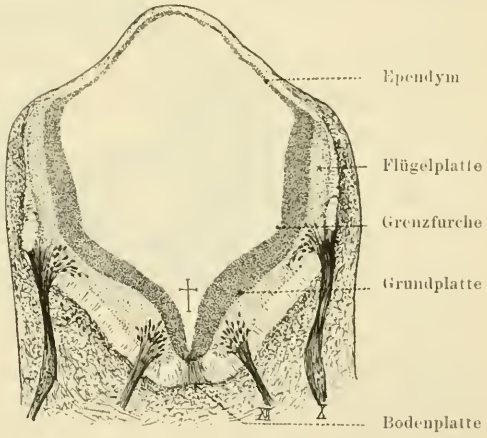


Fig. 314

Querschnitt durch den Anfang des Rautenhirns eines Embryo von 10,2 mm Länge. 32 mal vergr. † Die mediane Furche. Die mediane Furche persistiert und stellt später den Sulcus longitudinalis dar. *X* Nervus vagus, *XII* Nervus hypoglossus.

Vagus, Accessorius und Hypoglossus (Fig. 314, *X*, *XII*). Die motorischen Kerne haben, wie in dem Rückenmark, noch eine ventrale Lage (Fig. 314), allein die Teile verschieben sich später beträchtlich, der Sulcus limitans verwischt sich streckenweise und dann verlaufen sensible und motorische Wurzeln oft eine Strecke miteinander. — Überdies sind, wie bei dem Ursprung des Accessorius und Hypoglossus, die primitiven Anordnungen bei den höheren Tieren teilweise geändert. Die neben dem Sulcus longitudinalis (Figg. 314 und 315) liegende Grundplatte gestaltet sich später zu den Eminentiae teretes. Der Sulcus limitans (Figg. 314 und 315) trennt diese Eminentiae von der lateral anstossenden Fläche der Rautengrube. Gegen Ende des 2. Monats (Embryonen von 18—22 mm Nackenlänge lässt sich der Tractus solitarius nachweisen. Weiter lateral taucht ein Streifen auf, der als Funiculus restiformis zu dem kleinen Hirn führt. Die Chordae acusticae sind im 3. Monat kenntlich. Die Grenze der Rautengrube wird durch die Tänie gebildet (Fig. 315).

Nervenkerne.

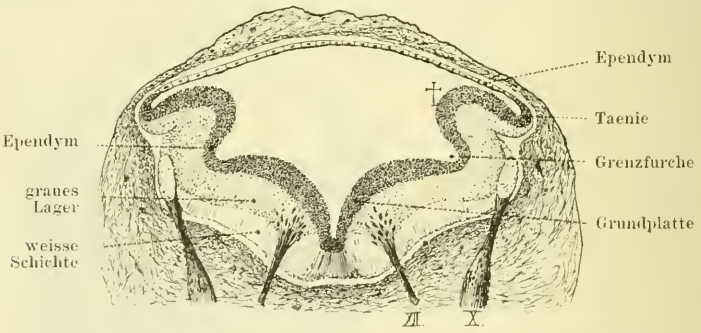


Fig. 315.

Querschnitt durch das Rautenhirn eines menschlichen Embryo von 10 mm Länge. 32 mal vergr. † Flügelplatte stark nach aussen gefaltet.

Am Ende des ersten Monates sind die Neuroblasthaufen und die austretenden Wurzeln regelmässig angeordnet, später (8. Monat) ist dies weniger der Fall wegen der Wachstumsverschiebungen, welche zwischen den einzelnen Schichten stattfinden.

An dem Rautenhirn wie in Fig. 305 oder an Querschnitten wie in Figg. 314 und 315 treten äusserlich folgende Einzelnheiten auf: eine seichte mediane Furche der Bodenplatte, welche den primären Sulcus longitudinalis anterior darstellt (8. Woche). Die übrige Fläche bleibt glatt bis zum 3. Monat. Dann erscheinen neben der primären Längsfurche die untern Oliven als stark vorspringende ovale Körper; durch sie wird die primäre Längsfurche stark vertieft, aber in den Sulcus longitudinalis anterior der Anatomie erst dann verwandelt, wenn sich zwischen den Oliven im 5. Monat die Pyramiden vordrängen. Ihre Elemente sind in der 8. Woche noch nicht angelegt. Die Fasern wachsen wahrscheinlich vom Gehirn gegen das Rückenmark vor und zwar in der zweiten Hälfte des 5. Monates (Flechsig).

Im 3. Monat werden auf der Medulla oblongata die Corpora restiformia mit ihrer einzelnen Gliederung sehr deutlich sichtbar, nämlich die Funiculi

graciles mit den beiden Clavae, die Funiculi cuneati mit dem Tuberculum cuneatum, der Funiculus Rolando mit dem Tuberculum Rolando (Fig. 316).

Die Decke des vierten Ventrikels wird, abgesehen von dem Cerebellum, durch Ependym gebildet. An allen Hirnabschnitten verdient dieses Ependym besondere Aufmerksamkeit. Es bildet an dem Rautenhirn wie im Rückenmark zunächst eine Schichte, welche die Höhlenfläche des 4. Ventrikels auskleidet. Auf der Boden-, Grund- und Flügelplatte liegt es in ansehnlicher Dicke (Figg. 314 und 315), dann aber wird es allmählich dünner und erhebt sich zu einer umfangreichen Deckplatte. Sie ist in Figg. 305 und 315 (Embryo von 10.2 mm Länge) hoch gewölbt, in Fig. 315 (menschlicher Embryo von 15 mm Länge) abgeflacht; dieser Prozess der Abflachung setzt sich später fort, es kommt sogar zu Faltenbildungen. Das Ependym als Deckplatte entsteht aus dem Ektoderm der Medullarplatte, ebenso wie die übrigen Hirnabschnitte, aber es kommt in ihm nicht zur Bildung von Neuroblasten. Es ist also nur aus Spongioblasten zusammengesetzt, welche an manchen Stellen die Form des Plattenepithels annehmen. Der allmähliche Übergang des mehrschichtigen Ependyms in eine dünne Zellenlage lässt sich an der Deckplatte des Rautenhirns beobachten. Die breite Schichte der Spongioblasten wird allmählich dünn und schliesst als ein feines Zellhäutchen den 4. Ventrikel (Figg. 314 und 315) ein.

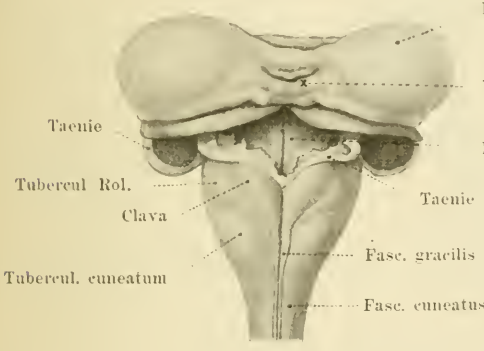


Fig. 316.
Kleinhirn, Medulla oblongata und Rautengrube. Menschlicher Fötus des 5. Monates.

Der Übergang der Flügelplatte in das Ependym kompliziert sich oft; sie krempt sich z. B. um (Fig. 315), wodurch sowohl aussen als innen Furchen entstehen, die sich später durch Verwachsung schliessen. Der Übergang zwischen Flügelplatte und Ependym wird dadurch von dem frühern Ausgangspunkt hinweg an ganz andere Stellen verlegt. Dabei bleibt das Ependym mit der kompakten Hirnsubstanz in Verbindung, wenn sich auch periphere Partien loslösen. An der Übergangsstelle entstehen scharfe, hervorragende Markstreifen, „Riemchen", Taeniae (Reichert). Sie bezeichnen gleichzeitig die Grenzen zwischen denjenigen Gehirnflächen, welche der Ventrikelhöhle zugewendet waren, und jenen, welche ausserhalb der Ventrikelfläche liegen (intra- und extraventrikulare Abschnitte der Gehirnoberfläche). An der Medulla oblongata des Erwachsenen sind „Obex und Ponticulus" solche Ursprungsstellen des Ependymes, die samt der sogenannten Taenia dem Rand der Rautengrube entlang laufen und deren seitliche Abgrenzung erkennen lassen

(Fig. 316). In der Deckplatte der Rautengrube entstehen im 3. Monat Öffnungen: in der Mitte das Foramen Magendii (unpaar) und zwei seitliche werden in der systematischen Anatomie als Öffnungen des 4. Ventrikels bezeichnet (Aperturae ventriculi IV). Bei allen Gnathostomen besitzt das Rautenhirn die auch bei dem Menschen vorhandene Form und eine Deckplatte aus Ependym, deren Ausdehnung beträchtlich wechselt, aber im Ganzen herrscht in dieser Hinsicht eine grosse Übereinstimmung. Immer geht ein Teil der Deckplatte des Rautenhirns in Ependym über. So wird dieses Ependym auch wichtig für die Studien der Homologie der Hirnabteilungen bei den verschiedenen Wirbeltieren.

Foramen Magendii.

Der relativ bedeutende Umfang des verlängerten Markes rührt von den Fasersträngen her, welche vom Rückenmark teils zum kleinen Gehirn, teils zu den übrigen Partien des Centralnervensystems hinaufziehen und umgekehrt dorthin zurückkehren. Bei niederen Wirbeltieren (Selachiern und Amphibien) stellt die Medulla oblongata den relativ bedeutendsten Teil des gesamten Gehirns dar.

Das Kleinhirn, Cerebellum.

Das Cerebellum besteht ursprünglich aus einer Lamelle des Rautenhirns, die sich dorsal ausbildet (Fig. 305). Die eine Fläche ist nach dem Ventrikel, also ventral gerichtet, die andere dorsal. Nasalwärts hängt sie mit dem Isthmus zusammen, kaudalwärts geht sie in das Ependym über, das die Rautengrube überspannt. Durch die Ausbildung der dorsalen Lamelle des Rautenhirns entsteht das Kleinhirn, das sich nach und nach verdickt und zunächst nur dem Oberwurm des ausgebildeten Cerebellum entspricht. Die Hemisphären des kleinen Gehirns treten später dorsal als stärkere Anschwellungen gegenüber dem Mittelstück hervor. Die ersten Windungen treten an dem Wurm auf im 3. (Fig. 316), an den Hemisphären erst im 4. Monat. An der ventralen Fläche treten ebenfalls Windungen auf. Lateral kommt es zur Bildung der Recessus laterales des 4. Ventrikels, die sich dann durch „Aperturae" nach aussen öffnen. Ende des 5. Monats hat das Cerebellum, was die Windungen betrifft, seine definitive Gestalt erreicht.

An der Verbindung des primitiven Cerebellum mit dem Isthmus entwickelt sich das Velum medullare anterius aus der ursprünglichen Lamelle, welche durch das Anschwellen des Wurms dünn ausgezogen wird. Die seitlich am Velum medullare anterius aufsteigenden Crura cerebelli ad corpora quadrigemina entstehen um den 3. Monat.

Velum.

Das Velum medullare posterius ist entstanden aus dem Ependym, auf das sich als gefässreiches Bindegewebe die Adergeflechte des 4. Ventrikels lagern. Das Ependym wird mit der ventralen Hälfte des Cerebellum in die Tiefe des 4. Ventrikels als hinteres Marksegel hineingezogen, obwohl es anfangs weit lateral liegt (Fig. 316). Die Herstellung des Foramen Magendii trennt dieses Velum in zwei Hälften. Jede zieht hinauf bis in die Gegend des Flockenstieles, um dort lateral auszubiegen.

Von dem Rautenhirn ist die Entwickelung der Medulla oblongata wohl am besten bekannt, wenigstens was ihre äussere Form betrifft. Bezüglich der Gnathostomen liegt in der Litteratur ein reiches Material aufgespeichert. Bei den Embryonen der Selachier, z. B. Mustelus laevis, Carcharias glaucus, Raja miraletus, Hexanchus u. A. besteht das Kleinhirn nur aus einer verdickten Lamelle, welche kaudal nach kurzer Ausdehnung in das Ependym übergeht. Die Anordnung bei dem menschlichen Embryo (Fig. 305) zeigt grosse Übereinstimmung. Die einzelnen Teile: Ependym und Kleinhirnlamelle sind einander unzweifelhaft homolog. Bei Knochenfischen (Salmoniden 2 cm Länge) zeigt das Kleinhirn eine Doppellamelle, die aus einem dorsalen und einem ventralen Schenkel besteht. Der dorsale (freiliegende) kehrt in regelmässiger Faltenbiegung ausholend, in den ventralen Schenkel um. Der letztere geht dann in das Ependym über. Zwischen die Faltenschenkel erstreckt sich eine Fortsetzung des 4. Ventrikels, der als Ventriculus cerebelli bezeichnet wird. — Bei den Batrachiern ist die basale Partie des Rautenhirns sehr gut entwickelt, die dorsale ist zum grossen Teile ependymatös; es besteht nur eine kleine, quergestellte Lamelle, welche das Cerebellum darstellt (ähnlich wie in Fig. 305). Bei den Reptilien (Anguis fragilis) besteht das Kleinhirn noch bei dem eben ausgeschlüpften Tier aus einer kurzen, einfachen Decklamelle, die in das Ependym übergeht, wie bei den Selachierembryonen. Bei den Vögeln ist die Oberfläche des mittleren Teils (Wurm) zwar reich durch die Windungen gegliedert (10 Tage der Bebrütung), aber sie erheben sich von einer dorsalen und einer ventralen Lamelle aus, zwischen denen sich eine ansehnliche Höhle befindet; kaudal geht die ventrale Lamelle in das Ependym über. Bei den Säugetieren sind diese Gestaltungen in der Hauptsache die nämlichen, aber im einzelnen nicht genau genug bekannt. Der Wurm stellt die phylogenetisch älteste Partie dar, die Hemisphären dehnen sich erst später aus durch Entwickelung (vielleicht der Flügelplatte?). Der Wurm erhält zuerst Windungen; in seinem Bereich kommt es auch zur Andeutung einer kleinen Höhle in Form einer trichterförmigen Vertiefung, doch ist ihre Ausdehnung sehr gering (Fig. 317). Wo cerebellare Ausbildung höhern Ranges vorkommt, ist es der mittlere Abschnitt der Markplatte, der zuerst die grösste Zunahme erfährt. Die Seitenteile entstehen in der individuellen wie in der stammesgeschichtlichen Entwickelung später.

Wurm.

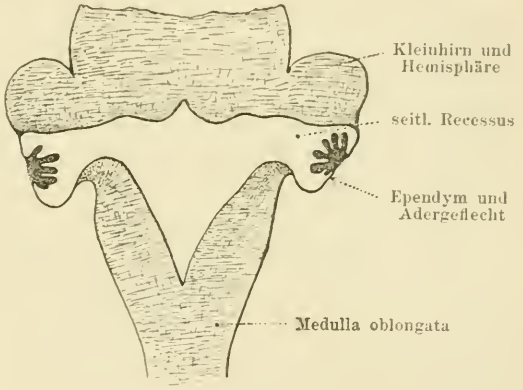


Fig. 317.

Schnitt durch das Rautenhirn, dorsal von den Eminentiae teretes. In der Mitte setzt sich der 4. Ventrikel in eine kleine Höhle des Cerebellum fort. Menschlicher Embryo, Ende des 3. Monates.

Brücke (Pons). Erst im 3. Monat entstehen in der Gegend der Brückenbeuge die schleifenartigen Querfasern, welche die beiden Hemisphären des kleinen Gehirns ventral mit einander verbinden. Als stärkere Hervorragung ist die Brücke erst im 4. Monat kenntlich.

Isthmus heisst an dem Gehirn des Embryo wie an demjenigen des Erwachsenen die schmale Grenze zwischen Rautenhirn und Mittelhirn (Fig. 305). Er ist an dem embryonalen Hirn durch das ganze Wirbeltierreich nachweisbar. In der Seitenwand liegt der motorische Trochlearis-kern, dessen Nervenfasern an der Decke austreten (Fig. 305). An dem Isthmus lassen sich, wie an allen Abteilungen des Hirnrohres, Decke, Boden und Seitenteile unterscheiden. Die basale Fläche sinkt von der Höhlung her in Form eines Grübchens ein, Isthmusbucht genannt. Vor ihr beginnt bei dem Erwachsenen die Haubenregion, welche stark verdickt ist. Die Decke wird von jenem Abschnitt des Velum medullare anterius gebildet, der an das Mittelhirn anstösst.

d) Die mittlere Hirnblase.

Die mittlere Hirnblase liefert das Mesencephalon des ausgebildeten Gehirns. Die Vierhügel gehen aus der Decke dieses im embryonalen Zustande bedeutenden Hirnabschnittes hervor (Fig. 305). Die Decke nimmt den höchsten Punkt des gekrümmten Hirnrohres ein, liegt also direkt unter dem Scheitelhöcker. Anfangs ist sie vollkommen glatt: später entsteht eine mediane Längsleiste, womit eine oberflächliche Scheidung in rechts und links erfolgt. Später vertieft sich diese Leiste und bildet den Boden einer Längsfurche. Endlich entsteht noch eine quere Furche und damit sind vier Hügel auf der Decke abgegrenzt. Aus den Seitenteilen der Mittelhirnblase gehen die Bindearme (Brachia quadrigemina) hervor, und die Schleife, Lemniscus mit den beiden Abteilungen Lemniscus lateralis und medialis. Der Boden der mittleren Hirnblase ist kürzer als die Decke; er nimmt rasch an Nervensubstanz zu, entwickelt die sogenannte Haube und unmittelbar daran anschliessend die Hirnstiele, Fasermassen, welche die Verbindungen mit den übrigen Hirnabschnitten herstellen. All diese Teile sind nach hinten durch den Isthmus, nach vorn durch das Zwischenhirn (Fig. 305) begrenzt. Die Haube reitet auf dem obern Endstück des mittleren Schädelbalkens und bildet den Abschnitt der stärksten Kopfbeuge (Figg. 305—306). Durch die Zunahme der Wandungen wird der ursprüngliche Hohlraum der Mittelhirnblase zu einem Kanal, dem Aquaeductus Sylvii, reduziert, durch den der Liquor cerebro-spinalis aus dem vierten Ventrikel in den dritten und umgekehrt abfliessen kann. In Wirklichkeit stellt aber dieser Aquaeductus die Ventrikelhöhle des Mittelhirns dar. Seine Wände sind mit Furchen und Falten besetzt, welche wohl grösstenteils ependymatöser Natur sind (G. Retzius).

Bindearme.

Die Grenze der mittleren Hirnblase gegen die Vordere ist in den frühen Stadien durch eine Einschnürung sowohl an der Decke als an der Basis unverkennbar gezeichnet (Fig. 305). In weiter vorgerückten embryonalen Stadien bleibt an der Decke und den Seitenteilen die

Grenze trotz mancher Veränderungen gleichwohl erkennbar. Kaudal ist sie nur durch das Frenulum veli medullaris in der Medianlinie etwas verwischt, das aus zwei oder mehreren weissen Strängen zusammengesetzt ist, nicht aber durch die zu beiden Seiten befindliche Grube (Fossa perforata), durch welche Blutgefässe in das Innere des Mittelhirns eindringen. Lateral von diesen Gruben tritt der Trochlearis hervor. Auch das vordere, nasale Ende der Decke des Mittelhirns setzt sich sowohl bei dem Fötus als bei dem Erwachsenen in der Medianlinie bestimmt ab. Die oben erwähnte Medianfurche zwischen den Vierhügeln läuft in ein dreieckiges Feld aus, auf dem die Zirbel ruht und das sich ansehnlich vertieft. Seine Begrenzung bilden seitlich die Pedunculi conarii, nasalwärts die Commissura posterior. Die basale Grenze des Mittelhirns liegt in dem Winkel, den die auseinanderweichenden Hirnstiele bilden, und der als eine trichterförmige Vertiefung hinter den Corpora mammillaria liegt (Fossa interpeduncularis mit der Substantia perforata posterior). Zirbel.

Die mittlere Hirnblase wird bei allen Wirbeltieren angelegt, selbst die reduzierte Gehirnanlage des Amphioxus besitzt sie. Deutlich ausgeprägt ist sie dann bei Knochenfischen (Salmoniden), bei Selachiern, bei Ganoiden, Batrachiern, Reptilien und Vögeln. Die Embryonen dieser Abteilungen lassen die Anlage des Mesencephalon ohne Schwierigkeit erkennen. Bei der weiteren Entwickelung ergiebt sich aber eine so grosse Variabilität bezüglich der Formen, dass die Entscheidung vielen Hindernissen gegenübersteht.

Die Decke entwickelt erst spät vier Hügel. Bei den Amphibien (Salamandra maculosa und Rana) sind nur zwei Hügel vorhanden. Bei Epicrium glutinosum hat die Decke nur eine seichte Furche (Fr. und P. Sarasin). Bei den Reptilien sind die Zweihügel sehr stark ausgeprägt. Bei den Vögeln sind sie auseinander und lateral gerückt und meist von oben her sichtbar. Die beiden „Lobi optici", wie sie genannt werden, sind durch eine bandartige, den Aquaeductus Sylvii überbrückende Kommissur miteinander verbunden. Bei dem menschlichen Embryo vom 3. Monat ist das Mittelhirn von den Hemisphären noch nicht vollkommen bedeckt. Im 2. und 3. Monat erscheinen auf seiner Oberfläche unregelmässige, seichte Furchen, welche als transitorische anzusehen sind. Die Oberfläche glättet sich im 4. Monat und nun erst beginnt das Hervortreten einer medianen und einer transversalen Furche und damit auch der Vierhügel mit ihren Bindearmen. — Die Decke des Mittelhirnbläschens reisst während der Präparation kleiner Fötalgehirne im 3. Monat noch in der Richtung der früheren Schlussnaht leicht ein. Dies ist aber eine gewaltsame Trennung; der Verschluss der Medullarplatte erfolgt gerade an dieser Stelle schon in der frühesten Zeit. Die Bedeckung des Mittelhirns durch die Hemisphären des Grosshirns ist im Laufe des 4. Monats eine vollständige. Lobi optici.

e) Die vordere Hirnblase.

Aus der vorderen Hirnblase entsteht das Prosencephalon, das sich in zwei Abteilungen gliedert, das Hemisphärenhirn (Hemisphaerium) und das Zwischenhirn (Diencephalon). Die vordere Hirnblase ist, wie die übrigen Blasen, ein Abschnitt des Hirnrohres. Ihre hintere Grenze stösst an die Mittelhirnblase (Fig. 318), die untere Fläche läuft zum

Lamina terminalis.

grössten Teil dem mittleren Schädelbalken (Rathkes) entlang, die vordere ist im Winkel geknickt und heisst Schlussplatte, Lamina terminalis. Dort schliesst sich das primitive Hirnrohr zuletzt. Die Schlussplatte geht in die untere Wand über, in der Gegend der Sehnervenkreuzung. Die Höhle, der spätere dritte Ventrikel, ist weit, die Wandung noch dünn (bei einem Embryo von 6,9 mm) und erst mit einigen Spuren jener reichen Gliederung, welche bald folgt. Noch fehlt der Sehhügel, ein Hauptteil des Zwischenhirns. Die Hemisphärenblasen sind dagegen schon als hohle, linsenförmige Ausbuchtungen vorhanden (Fig. 318). Wie alle Abschnitte des Hirnrohres, so erfolgt auch an der Vorderhirnblase die Verwachsung der Medullarplatte zuerst dorsal, um allmählich nasalwärts fortzuschreiten. An einer Stelle der Lamina termi-

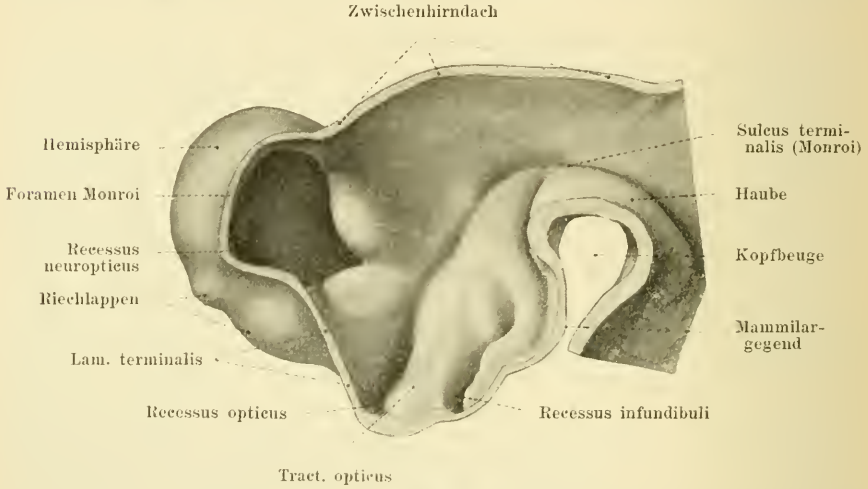


Fig. 318.

Grosshirn und Zwischenhirnbläschen, durch Medianschnitt geöffnet. Menschlicher Embryo von 12,5 mm Nackensteisslänge. Nach His.

nalis unterbleibt die Verwachsung einige Zeit, dort hängt das Neuralrohr noch mit dem Ektoderm zusammen, vorderer Neuroporus genannt, der sich aber bald schliesst und dann nur noch als eine kleine Vertiefung nachzuweisen ist: Recessus neuroporicus (Fig. 318).

Im Anfang sind die Wände des Zwischenhirns von gleicher Dicke, freilich im Innern mit jener Gliederung versehen, welche im Bereich des ganzen Medullarrohres erkennbar ist: Deckplatte, ihr gegenüber die Bodenplatte, zu beiden Seiten unten die Grund-, höher die Flügelplatte, getrennt durch die Fortsetzung des Sulcus terminalis (Fig. 319), der hier den Namen Sulcus Monroi führt. Die Bodenplatte besitzt wie das Medullarrohr eine mediane Furche, die am Zwischenhirn an mehreren Stellen sich später vertieft, besonders dort, wo die Corpora mammillaria und das Infundibulum erscheinen (Fig. 305). Das Dach

des Zwischenhirns verdünnt sich und geht in eine dünne Schichte Ependym, über, die sich aus der dicken Ependymlage des Zwischenhirns allmählich dadurch entwickelt, dass die Lage der Spongioblasten sich verdünnt und in ein Blättchen ausläuft, das sich zunächst faltet und die Deckplatte darstellt (Fig. 319). Sie wird später durch die Entwickelung von Adergeflechten kompliziert, welche als mesodermale, gefässreiche Massen, von der Umhüllung des Gehirns eindringend, das Ependym ausfüllen und erweitern. Dies geschieht jedoch nicht an der Verbindungsstelle des Zwischen- und Mittelhirns. Dort entsteht aus einem Teil des Daches die Zirbel (Epiphysis), das Tuberculum subpineale, die Zirbelstiele und die Commissura posterior.

Die Zirbel, Epiphysis, entsteht um die 5. Woche als ein Divertikel der Deckplatte, wo sie von ähnlicher Beschaffenheit ist, wie die Wand des Medullarrohres (Fig. 318), also aus einer mehrfachen Lage dichtgedrängter Zellen besteht. Das freie Ende des Divertikels liegt auf der Oberfläche der Vierhügelplatte. Bei den Vögeln und Säugetieren geht der Zirbelfortsatz Umwandlungen ein, welche daraus ein Organ von drüsiger Struktur entstehen lassen. Allein wie weit ächte drüsige Beschaffenheit ausgebildet wird, ist noch zu entscheiden. Mesoderm durchdringt das Organ in ausgiebiger Weise. In erster Linie ist daran festzuhalten, dass das Organ ursprünglich ektodermaler Abstammung ist samt der ganzen Medullarplatte und dass wohl nur Spongioblasten zu seinem Aufbau verwendet werden, welche die zweite Generation der Ektodermzellen darstellen. Wenn in einem Tumor der Epiphysis Horngebilde (Haare, Talgdrüsen) gefunden werden, so zeugt dies für eine ektodermale Abstammung. Knorpel, Fett und glatte Muskelfasern, welche ebenfalls in solchen Tumoren gleichzeitig mit jenen epithelialen Gebilden angetroffen wurden, rühren von der Invasion des Mesoderm während der Entwickelung her. — Die Zirbel ist ein altes Organ, es fehlt bei keinem Wirbeltier (mit Ausnahme des Amphioxus). Überall legt sie sich in derselben Weise an; die Varianten in der Ausbildung sind freilich sehr beträchtlich, zwar nicht so sehr bei Vögeln und Säugetieren, als vielmehr bei den tiefer stehenden Klassen: bei Anuren entsendet sie während der Entwickelung einen Fortsatz bis unter das Ektoderm, der schliesslich durchreisst. Das Ende des Fortsatzes bleibt als Frontalorgan der Anuren unter der Haut, während die übrige Zirbel an ihrem Platz sich weiter ausbildet.

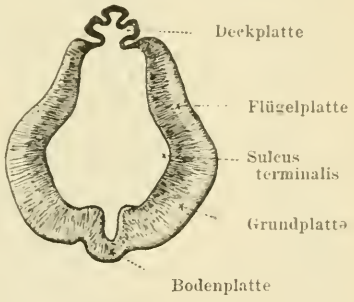


Fig. 319.

Schnitt durch das Zwischenhirn eines 5 wöchentlichen Embryo. Nach His. 22 mal vergr.

Parietalauge heisst ein augenähnliches Organ, aus einem Bläschen, einer Retina ähnlichen Bildung und einem linsenförmigen Körper zusammengesetzt. Es kommt bei Reptilien vor (Hatteria, Monitor, Blindschleiche, Eidechse), liegt unter der Epidermis, und ist am Kopf des lebenden Tieres direkt wahrzunehmen, weil die Hornschuppen an dieser Stelle durchsichtig sind. Es hängt mit der Decke des Zwischenhirns zusammen durch einen Fortsatz und entwickelt sich aus der Deckplatte des Zwischenhirns. In

Parietalauge.

dem Fortsatz ist ein Nerv gefunden worden, eingehüllt in mesodermales Gewebe. Das Organ ist dem Auge mancher wirbelloser Tiere in hohem Grade ähnlich. Es scheint eine weite Verbreitung in der Klasse der Reptilien gehabt zu haben, weil ein „Foramen parietale", für den Fortsatz des Parietalauges, auch bei Labyrinthodonten und einigen ausgestorbenen Reptilien gefunden wird; auch bei einem Säugetier des Miocen: Tritylodon (Osborn). Wegen der Übereinstimmung mit dem Auge wirbelloser Tiere betrachtet man das Parietalauge als ein ancestrales Organ, das auf gemeinsame Organisation mit den Wirbellosen hinweist. Dasselbe ist mit der Zirbel der Fall.

Das Parietalauge der Reptilien ist keine Fortsetzung der Zirbel. Parietalauge und Zirbel haben, obwohl sie sich nahe liegen, einen gesonderten Ursprung an dem Dach des Zwischenhirns. Das beweisen auch die Beobachtungen an Fischen. Das Zwischenhirn hat offenbar die besondere Fähigkeit, Augen und augenähnliche Organe aus sich hervorgehen zu lassen. — Über die Funktion des Parietalauges bestehen noch Meinungsverschiedenheiten. Es ist der Gedanke ausgesprochen, es sei mehr Wärmeorgan als Auge. Die Verschiedenheit seiner Ausbildung, der Umstand, dass der Nerv oft fehlt, legen die Überzeugung nahe, dass es nicht bloss ancestral, sondern gleichzeitig auch rudimentär sei, wie die Zirbel. — Die Commissura posterior verbindet die beiden Thalami miteinander, ventral von der Zirbel, bei Selachiern, Amphibien, Sauropsiden, Säugetieren und dem Menschen.

Commissura mollis.

Die Thalami optici (Sehhügel) werden von den Seitenwänden des Zwischenhirns geliefert (Figg. 318 und 319). Sie gehen aus dem obern Abschnitt der Flügelplatte (Fig. 319) hervor und engen durch ihr bedeutendes Wachstum die Höhle des Zwischenhirns mehr und mehr ein, bis schliesslich nur ein spaltförmiger Raum, der dritte Ventrikel übrig bleibt. Noch vor Ende des 2. Monates begegnen sich die beiden Thalami in der Mittelebene: durch ihre Verwachsung entsteht die Commissura mollis.

Die Entstehung der Commissura mollis durch Verwachsung erklärt ihr gänzliches Fehlen und ihr doppeltes Vorkommen. Verwachsung beider Sehhügel bei Missbildungen müssen, wie die Commissura mollis, auf nachträgliche Verwachsung zurückgeführt werden.

Hypothalamus, auch Trichterregion genannt, heisst jener Abschnitt der Seitenwände, der ventral von dem Thalamus liegt. An dem Hypothalamus treten, dicht an der medianen Rinne, die Augenblasen auf und damit alle jene Vorgänge, welche die Entwickelung des Nervus opticus, das Chiasma und des Tractus opticus begleiten (Figg. 305 u. 318). Die Augenblasen treten breit aus der Wand hervor. In der 4. Woche führt von der Höhle des Zwischenhirns eine ansehnliche Spalte in die Augenblase hinein (Fig. 318). Dorsal von dem Recessus opticus steigt an dem Hypothalamus ein breiter Wulst herab, aus dem der Tractus nervi optici hervorgeht. Er ist aus der Wand des Zwischenhirns (Fig. 318) hervorgegangen. Der rechte und der linke Tractus begegnen sich hinter dem Recessus opticus in der Bodenplatte. Dort kommt es zur Bildung des Chiasma nervorum opticorum.

Mit der Ausbildung der Sehnerven verschwindet der Recessus opticus bis auf ein kleines Divertikel, das nach vorn und oben vom Chiasma sich beiderseits erhält.

Während der Recessus opticus und höher hinauf der Sulcus Monroi (Sulcus hypothalami) die vordere Begrenzung des Tractus nervi optici bilden, wird die hintere Begrenzung von dem Trichter, Recessus infundibuli, hergestellt. Er führt in eine röhrenartige Fortsetzung des Zwischenhirnbodens, welche an der hintern Wand der Hypophysentasche herabsteigt und später

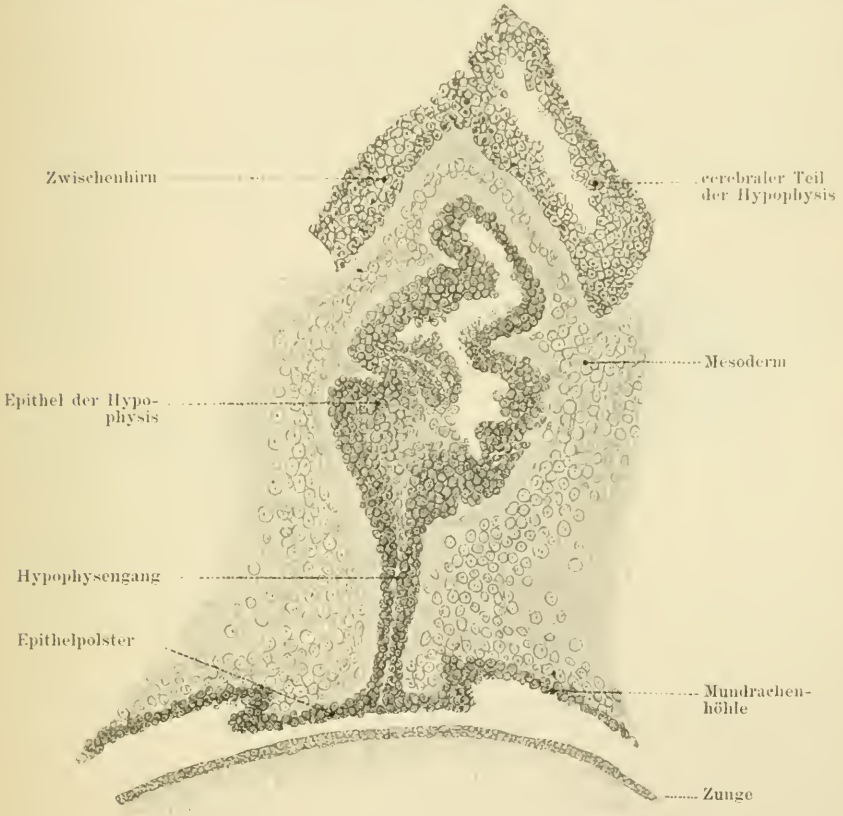


Fig. 320.

Hypophysis. Menschlicher Embryo von 17 mm Scheitelsteisslänge, 50 Tage alt.

mit ihr verwächst. In Fig. 320 sind beide Teile von einem 17 mm langen menschlichen Embryo abgebildet. Der Hirnanhang (Hypophysis) entsteht also aus zweifacher Anlage: 1. aus einer Ausstülpung des Mundhöhlendaches und 2. aus einer hinter ihr gelegenen Ausstülpung des Zwischenhirns (siehe S. 212). Die Verbindung des ektodermalen Teiles der Hypophysis mit der Mundrachenhöhle besteht noch in Form eines soliden Epithelcylinders. Nach einiger Zeit geht diese Verbindung während der Ausbildung der knorpeligen Schädelbasis verloren. Damit kommt die Hypophysis ganz in den Schädel zu liegen. Die Verbindung des cerebralen Teiles der Hypophysis

mit dem 3. Ventrikel des Zwischenhirns ist um den 50. Tag geschlossen, aber noch ist ein Teil der röhrenartigen Fortsetzung bemerkbar. Die zwei Teile der Hypophysis werden durch weiteres Wachstum zu einem einzigen rundlichen Drüsenkörper, der in dem Türkensattel liegt, durch Bindegewebe umhüllt. Die beiden Abschnitte von so grundverschiedener Herkunft sind als Vorderlappen und als Hinterlappen durch das ganze Leben auf Schnitten zu unterscheiden.

Die Hypophysis kommt allen Gnathostomen zu. Der Vorderlappen ist stark entwickelt, der Hinterlappen wird meist von Bindegewebe durchsetzt, doch persistiert das Infundibulum bisweilen, besonders bei Haien als ansehnlicher Lobus infundibuli. Auch bezüglich des Schicksals des Vorderlappens giebt es viele Varianten. Persistenz des Hypophysenganges in Form eines Canalis craniopharyngeus ist schon wiederholt beobachtet. Beim Kaninchenembryo von 10—14 Tagen ist nach Entfernung des Unterkiefers die Hypophysenbucht mit freiem Auge als Einsenkung zu sehen. — Der doppelte Ursprung des Hirnanhangs, und das Vorkommen durch alle Wirbeltierklassen veranlasst stets aufs neue die Frage nach seiner Herkunft. Er wird zumeist für ein ancestrales Organ aus dem Reich der wirbellosen Tiere gehalten.

Die erste Andeutung der Corpora mammillaria ist in der Höhle des Zwischenhirns erkennbar als eine kleine Bucht, Recessus mammillaris. Sie liegt in der Nähe der Haube und zwar zwischen ihr und dem eben erwähnten Recessus infundibuli (Fig. 318). An der äussern Fläche findet sich, entsprechend der Vertiefung im Innern ein breiter Vorsprung, der sich an den mittleren Schädelbalken anlehnt.

Saccus vasculosus.

Saccus vasculosus heisst eine kleeblattförmige Vorragung hinter dem Trichterfortsatz auf dem Tuber cinereum bei fötalen menschlichen Gehirnen des 6.—7. Monats. Auf Schnitten entspricht der äussern Erhabenheit eine entsprechende Ausbuchtung der basalen Wand des Zwischenhirns. Der Saccus kommt in frühern fötalen Perioden, auch bei dem Neugeborenen, ja selbst bei dem Erwachsenen noch vor. Bei niedern Wirbeltieren weitet sich diese Stelle besonders aus. Bei Protopterus erscheint sie in Form von zwei ependematösen Ausstülpungen (Sacci vasculosi). Bei Selachiern sind sie bläschenartige, im frischen Zustande blutrote Gebilde. Bei Teleostiern befindet sich an der nämlichen Stelle ein gefässreicher Sack, der ebenso bezeichnet wird wie bei Protopterus und den Selachiern [1]).

Die Litteratur über das Parietalauge siehe bei Leydig, Das Parietalorgan der Amphibien und Reptilien. Frankfurt 1890, und Beraneck, Revue Suisse de Zoolog. 1893. — Killian, Morph. Jahrb. Bd. 14. 1888.

f) Die Hemisphären des Grosshirns, Hemisphärium.

Die Hemisphären des Grosshirns entwickeln sich aus einer unpaaren blasenartigen Auftreibung des Vorderhirnbläschens. Um die 4. Woche wird diese unpaare Blase der Länge nach durch eine Furche getrennt; in die nunmehr paarige Hemisphärenblase setzt sich auch der Hohlraum des Vorderhirnbläschens fort; eine weite, runde Öffnung, das primäre Foramen Monroi (Fig. 318) bildet den Eingang. Die grosse Höhle (Fig. 318) stellt den primären Seitenventrikel dar. Die komplizierte Beschaffenheit des entwickelten Grosshirns entsteht durch Umformung

[1]) Über den Nachweis dieses bei den Säugern (Mensch, Katze, Hund, Schaf, Schwein, Rentier) rudimentären Organes siehe G. Retzius, Das Menschenhirn. Stockholm 1896. Folio.

der anfänglich dünnen Blasenwand. Diese Umwandlungen beeinflussen aufs stärkste die Gesamtform des centralen Nervensystems beim Menschen, weil sie das Mass der Entwickelung überschreiten, das ihnen bei niedern Wirbeltieren zugewiesen ist[1]). Die Hemisphärenblasen nehmen so an Umfang zu, dass sie sich hinten über das Zwischen-, Mittel- und das Rautenhirn nach und nach ausbreiten. Aber nicht allein nach rückwärts geht ihr Wachstum, sie dehnen sich auch nach vorne aus. Die Lamina terminalis (Figg. 305 und 318), welche in den frühesten Entwickelungsstufen die vordere Hirngrenze ihrer Bezeichnung entsprechend darstellt, liegt später tief im Innern durch die Vergrösserung des Stirnlappens der Hemisphärenblasen. An ihrem basalen Abschnitte gliedert sich überdies der Riechlappen ab (Figg. 305 u. 318), der aus vergleichend-anatomischen Gründen als Rhinencephalon, Riechhirn, dem übrigen Teil der Hemisphären, dem Pallium, Mantel, gegenübergestellt wird. Pallium.

Das Rhinencephalon ist bei den Menschen nicht so ausgedehnt wie bei den Tieren.

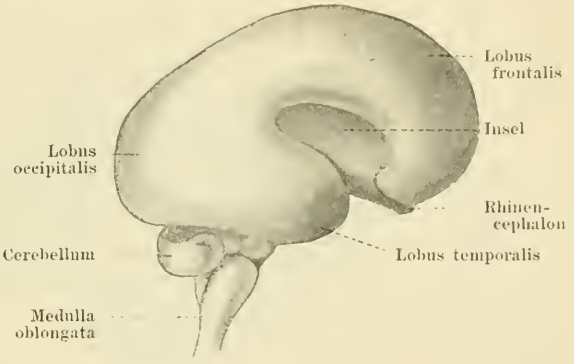


Fig. 321.
Gehirn eines menschlichen Fötus vom 5. Monat, von der rechten Seite gesehen. Nat. Gr.

Von den Hemisphärenblasen (Figg. 305 u. 318) liefert das vordere Ende den spätern Stirnteil, Lobus frontalis, das dorsal und nach oben gerichtete Ende, den Occipitalteil der Hemisphären, Lobus occipitalis, er wächst nach hinten. Dann prägt sich aus: Der Lobus temporalis, der die mittlere Schädelgrube einnimmt. So lange die Gehirnoberfläche noch ohne Gliederung, ist zwar die Gegend der Lobus parietalis erkennbar, allein eine genauere Begrenzung wird erst mit dem Auftreten der bleibenden Windungen möglich. Vorher sind zwei Vorgänge zu beachten:

1. Das Auftreten der vertieften Insel (Insula, Reil). Im dritten Monat entsteht an der lateralen Wand eine flache Grube, die schräg nach hinten und aufwärts gerichtet, dadurch tiefer wird, dass die angrenzenden Partien des Pallium sich verdicken (Fig. 321). Sie wird durch die obere Umwandung, welche in Form einer Klappe sich herabsenkt (Klappdeckel, Operculum) mehr und mehr bedeckt und da-

[1]) Manche Selachier besitzen ein unpaares Vorderhirn, bei anderen ist die Trennung in zwei Hälften angedeutet.

durch gleichzeitig der Eingang zu der Insel allmählig in eine Spalte verwandelt, die Sylvische Spalte, Fossa cerebri lateralis (Sylvii).

Die Fossa Sylvii ist zuerst halbmondförmig, dann verlängert sie sich. Der umgebende Rand, später Operculum, erhält mehrere Abteilungen; das temporale und das fronto-parietale Operculum entsteht zuerst, das frontale und orbitale entwickeln sich später. Die drei Schenkel der Fossa Sylvii werden durch die vergrösserten Opercula begrenzt. Im 5. Monat fängt die Opercularbildung an. — Die Fläche der Insel kann bis zum 7. Monat und noch länger glatt sein. Zuerst trennt sie ein Sulcus centralis insulae (Guldberg) in eine hintere und vordere Abteilung. Die Windungen werden im 7. und 8. Monate angelegt. Frühere Erscheinungen dieser Art sind transitorisch, vielleicht von Gefässen herrührend.

Radiärfurchen.

2. Die transitorischen Windungen und Furchen. In einer früheren Periode der Entwickelung treten Faltungen der noch dünnen Wand der Hemisphärenblasen auf. Sie erscheinen in Form

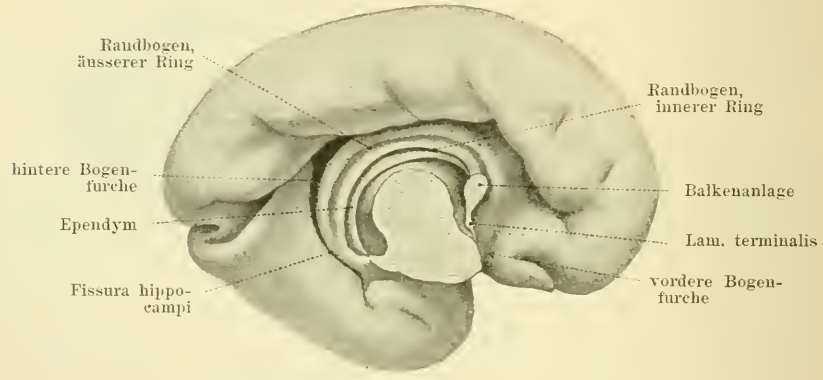


Fig. 322.

Linke Hemisphäre, von innen gesehen. Menschlicher Fötus, 4. Monat. Der Sehhügel abgetrennt. Nach Marchand.

scharfer, rinnenartiger Vertiefungen zuerst an der medialen Wand oft schon in der 8. Woche (Fig. 322). An der äusseren Oberfläche entstehen sie um die 10. Woche und erreichen das Maximum der Ausbildung im 3. und 4. Monat. Ihre Zahl wechselt wie ihre Form. Ob alle diese Windungen wieder spurlos verschwinden, ist nicht festgestellt, die meisten sind jedenfalls transitorisch. Unter normalen Verhältnissen bleibt an der äusseren Fläche keine bestehen, an der medialen Fläche sollen dagegen einige persistiren, und gleichsam die Vorläufer der bleibenden Furchen darstellen, wie z. B. der Fissura calcarina und der Fissura parieto-occipitalis. Die Radiärfurchen (Fig. 322), welche von der Bogenfurche ausgehen und gegen die freie Kante aufsteigen, verschwinden, während die Bogenfurche selbst erhalten bleibt. Das Verschwinden der Falten trifft mit der Entwickelung des Corpus callosum zusammen.

Die transitorischen Furchen sind viel umstrittene Bildungen seit J. F. Meckel, der zuerst ihre transitorische Natur erkannt hat. Einige Beobachter führen die fraglichen Bildungen auf Schrumpfung zurück. Oft entstehen sie, wie jene der Retina, bald nach dem Tod durch Quellung der zarten Wand. Allein die Zahl der Autoren, welche freilich mit grosser Reserve einen Teil der Furchen als dauernd bezeichnen, ist ansehnlich. Die Bezeichnung „Vorläufer" von bleibenden Furchen ist nicht so aufzufassen, als ob ein direkter Übergang der transitorischen Furche in die bleibende stattfände, sondern es soll lediglich eine Anknüpfung der Lage nach bedeuten. Was ihre Herkunft überdies verdunkelt, ist der Umstand, dass nur bei Beutlern einige radiäre Windungen auftauchen (bei Macropus und Halmaturus) bei denen gleichzeitig der Balken rudimentär ist (Turner). — Missbildungen an Grosshirnhemisphären, welche in früher Periode ihre schädigende Wirkung ausüben, liefern bisweilen Furchen im Pallium, welche auf eine Persistenz der transitorischen Furchen hinweisen (Zuckerkandl, Hans Virchow). Bei unsern Haustieren ist das Vorkommen der transitorischen Furchen wiederholt bestritten. — Die Teilung der unpaaren Hemisphärenblase ist ein Akt unabhängiger Gestaltung des Hirnrohres. Ehe noch die Furche auftritt, welche die Trennung einleitet, besteht bei dem Embryo der 4. Woche eine Leiste (His), auch bei Kaninchenembryonen beobachtet (Löwe).

Marchand, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891. — Cunningham, J. D., in Cunnigham Mem. Vol. 7. Irish Acad. 1892. 4°. — Retzius, G., l. s. c.

Innerer Ausbau der Hemisphärenblasen.

Der innere Ausbau der Hemisphärenblasen geschieht durch eine Reihe von Änderungen der Wandungen, wobei stellenweise Verdickungen von sehr bedeutender Mächtigkeit vorkommen wie im Bereich des Streifenhügels oder der Windungen. Andere Partien bleiben im Gegensatz hierzu auf einem embryonalen Zustand stehen, was ihre Dicke betrifft, so die mediale Hirnwand dort, wo sie zwischen den Thalamus und das Corpus striatum hineingelangt oder mit der Oberfläche des Thalamus verschmilzt (Lamina affixa). Mit dem Wachstum der Hemisphären erfolgen überdies Verlängerungen einzelner Teile, die in dem embryonalen Zustand nur eine unbedeutende Ausdehnung besassen. Es ergeben sich ferner neue Beziehungen, die anfangs fehlen. Zu derselben Zeit, in der die Hemisphärenblasen als kleine Buchten von der Vorderhirnblase ausgehen, entwickeln sie sich zunächst als Gebilde weiter, die nur einen oberflächlichen Zusammenhang mit ihrem Ausgangspunkt besitzen. Der Zusammenhang wird jedoch durch die auf- und absteigenden Fasersysteme später sehr innig. Zwischenhirn und Hemisphären sind dann vielfach miteinander verbunden.

Lamina affixa.

Das primäre Foramen Monroi, der Randbogen. Balken und Septum. Das primäre Foramen Monroi stellt eine weite Öffnung, ein gerundetes Dreieck zwischen Vorderhirn und Hemisphärenblasen dar. Der einfache Rand ist verdickt (Embryo von 10,2 mm) und heisst (Fig. 318) Randbogen. Später bezeichnet man damit den von einer Furche, der Bogenfurche abgegrenzten Teil der medialen Hemisphärenwand.

Diese Furche verläuft anfangs konzentrisch mit dem Randbogen (Fig. 322), der auf jeder Grosshirnhälfte vorkommt und von Anfang an mit der Lamina terminalis in Zusammenhang steht.

Mit dem Auseinanderweichen der Hemisphären, die sich zum Temporallappen hinabsenken, divergieren auch die Randbogen. Der zuerst einfache Randbogen (Fig. 318) wird später doppelt durch das Verhalten der Bogenfurche, welche an der medialen Hemisphärenwand auftaucht und zunächst konzentrisch mit dem Randbogen verläuft. Sie rückt dann näher an ihn heran, so dass er schliesslich doppelt wird; dann besteht er aus einem äusseren und einem inneren Ring (Fig. 322). Der innere Ring bildet das Gewölbe, beteiligt sich etwas an der Bildung des Balkens und zwar der dem Gewölbe benachbarten Faserzüge. Der äussere Ring des Randbogens bildet hauptsächlich den Balkenkörper und das Balkenknie. Der Ausgangspunkt der Balkenbildung liegt in der Lamina terminalis, also in dem Zwischenhirn, in der Höhe des Foramen Monroi. Die Schlussplatte verdickt sich dort im 4. Monat. Von dieser Stelle (Fig. 322) schreitet die fernere Entwickelung des Balkens auf die erwähnten Ringe der medialen Hemisphärenwand weiter. Splenium und Genu entstehen mit der stärkeren Ausbildung des Occipital- und des Frontalteiles der Hemisphären.

Das Septum pellucidum entsteht wie der Balken spät, ventral von demselben und zwar aus den sich gegenüberliegenden Wänden der Hemisphärenblasen, im Anschluss an die Lamina terminalis. Das Cavum septi wird nasal vom Balken bedeckt und seitlich von den Hemisphärenwänden eingeschlossen. Anfangs ist es nach unten zu noch offen. Die Öffnung führt in die Längsspalte des Grosshirns zwischen Balken und Nervus olfactorius. Diese Öffnung wird später durch das Rostrum verschlossen. Das Cavum septi ist also ursprünglich eine kleine Spalte zwischen den medialen Wänden der Hemisphärenblasen und gehörte einst dem Subduralraum an.

Die Bogenfurche umgreift nicht den ganzen Randbogen; sie wird in der Gegend des vorderen Balkenendes unterbrochen; man unterscheidet deshalb eine vordere Bogenfurche im Bereich des Rhinencephalon, und eine hintere Bogenfurche (Ammonsfurche). Die Bogenfurche wird zum Sulcus corporis callosi der systematischen Anatomie. Die Furche trennt den Balken vom Gyrus corporis callosi; im Bereich des Schläfenlappens wird sie zur Fissura hippocampi. Die Verwachsung der Hemisphären durch den Balken geht von einer schon bestehenden Verbindung im Bereich der Lamina terminalis aus. Sein Wachstum findet sowohl durch Apposition als durch Intussusception von Fasern statt.

Wie alle Abteilungen des Hirnrohres, so sind auch die Hemisphärenblasen innen mit einer breiten Ependymschichte bedeckt, die sich vom inneren Randbogen aus in das Ependym der Adergeflechte und der Pia mater fortsetzt. Ependym und Pia verschliessen auf solche Weise die grosse Querspalte, Fissura cerebri magna, welche bogenförmig um die Sehhügel,

dem inneren Ring des Randbogens entlang, hinabfolgt zum Schläfenlappen (Fig. 318). Mit der Entfernung der Pia und des Ependym wird also die grosse Querspalte, auch Fissura chorioides genannt, gewaltsam wieder hergestellt. Der Fornix entwickelt sich aus dem inneren Ring des Randbogens erst im 5. Monat etwas deutlicher; die vorderen Säulchen sind selbst dann noch wenig ausgebildet, immerhin ist die Commissura anterior zu erkennen, welche schon im 4. Monat als eine Verdickung im Bereich der Lamina terminalis erscheint (Fig. 322). Um das Ende des 6. Monats reicht der Balken bis zur Mitte des Sehhügels. Er ist in gerader Linie gemessen 10 mm lang. In Amphibien und Reptilien soll der obere Teil der Commissura anterior dem Balken entsprechen, denn er enthält Bündel der hinteren Hälfte der Hemisphären (Osborn). Die Monotremen und Marsupialier besitzen einen rudimentären Balken. In der Ontogenie wiederholen sich diese Zustände.

Marchand, l. c. — Martin, P., Bogenfurche und Balkenentwickelung bei der Katze. Diss. Jena 1894 und Anat. Anz. Bd. 9. 1894.

Corpus striatum.

Das Corpus striatum tritt als eine Verdickung an dem Boden der Hemisphärenblase auf und zeigt nasalwärts eine Dreiteilung (im Beginn des dritten Monats). Der Schweif des Corpus striatum tritt in das Unterhorn hinab (dritter Monat); lateral liegt das Corpus striatum zuerst der Insel an, medial ist es von der medialen Wand der Hemisphärenblase bedeckt, welche gleichzeitig die embryonale Thalamusfläche überzieht (Fig. 323). In früheren Entwickelungsstadien ist also bei dem Menschen das Corpus striatum mit dem Thalamus opticus (= Zwischenhirn) in keiner direkten Beziehung und der letztere ragt nicht in die Seitenhöhlen hinein. Wenn es bei dem Erwachsenen der Fall ist, so rührt dies davon her, dass die mediale Wand der Hemisphärenblase mit der Oberfläche des Thalamus verwächst. Der Thalamus ist dann zwischen der Wurzel des Plexus chorioideus und der Stria terminalis von einer Schicht überzogen, die aus einer ependymatös gewordenen Partie der medialen Wand der Hemisphärenblase entstand. Dies gilt von dem grössten Teil der Thalamuszone, welche vom Seitenventrikel her sichtbar ist. Der Streifenhügel ist also bei seiner Entwickelung von dem Sehhügel unabhängig, sowie sich aber die Hirnschenkel entwickeln, wird

Fig. 323.

Schädel. Menschlicher Fötus aus der 9. Woche. Frontalschnitt. Der Schnitt hat rechts das Corpus striatum getroffen, links liegt das kaudale Ende desselben in der Höhle des Seitenventrikels frei.

die Verbindung zwischen Streifenhügel und Sehhügel durch Nervenbündel stark und breit und es kommt dabei der Streifenhügel immer mehr an die Seite des Sehhügels zu liegen. — Im vierten Monat ist der Linsenkern in seiner Kapsel enthalten.

Im 4. Monat hat die Verwachsung der beiden grossen Gehirnganglien bei dem menschlichen Fötus noch nicht stattgefunden; es giebt im Gegenteil zwischen Hirnwand und Thalamusfläche einen serösen Zwischenraum (Fig. 323 links). Im 5. Monat findet die Verlötung und später die völlige Verwachsung statt. Das Verhalten der medialen Hemisphärenwand zwischen Streifen- und Sehhügel ist auch bei der Katze nachzuweisen. Mit der Wand der Hemisphärenblasen zieht eine dünne Mesodermlage die nämliche Bahn zwischen Seh- und Streifenhügel hindurch, sie bildet sich später wieder zurück und ist in Fig. 323 durch Maceration abgelöst und deshalb besonders deutlich. Der Hippocampus entsteht aus einem langgezogenen Wulst, welcher im Innern der Hemisphärenhöhle im Anschluss an die hintere Bogenfurche[1]) gebildet wird. Was aussen als die erwähnte Furche bemerkbar ist, entspricht inwendig, an der Höhlenwand, einem gyrusähnlichen Wulst. Er zieht dem Unterhorn entlang und bildet dort den Hippocampus, an dem sich die konzentrisch verlaufenden Abschnitte des äusseren und inneren Ringes des Randbogens als Fimbria und Fascia dentata befinden. Diese beiden Ringe gehen schliesslich ineinander über (3. Monat); der innere Ring nimmt dann mehr und mehr die Form der Fimbria, der äussere jene der Fascia dentata an. Der innere Ring breitet sich schliesslich wie eine Mütze über das Uncusende aus. Die Fissura hippocampi bildet im Bereich des Temporallappens die Begrenzung des äusseren Ringes und damit jene des Hippocampus. Am Ende des 3. Monates ist der Hippocampus schon ein ansehnlicher, halbkreisförmiger Wulst, oben und unten aber gleich breit. Im Anfang des 5. Monates verbreitert sich sein Ende. Gegen Schluss des 6. Monates treten einige Digitationen auf.

g) Rhinencephalon. Riechhirn.

Das Rhinencephalon ist paarig, liegt vor der Wurzel der Augenblase und ist lateral von dem Mantel des Grosshirns (Pallium) durch eine seichte Rinne getrennt (Fig. 305). Medial wird das Riechhirn gekreuzt von der vorderen Bodenfurche (Fig. 322) und dadurch in zwei Abschnitte getrennt: Das vordere Riechhirn[2]) liegt frei und liefert den Bulbus und Tractus olfactorius, das Trigonum olfactorium und einen ansehnlichen Teil der Insel. Der Bulbus empfängt die Fila olfactoria, welche von der Riechgrube aus in ihn hineinwachsen. Das hintere Riechhirn ist unter und teilweise in dem Pallium verborgen und umfasst: den Gyrus subcallosus[3]), die Substantia perforata anterior, ferner die mit dem Pallium direkt verbundenen Teile: Ammonshorn, Fascia dentata, Lobus hippocampi, Fornix, Septum pellucidum und Commissura anterior. Das Riechhirn ist anfangs hohl; es hängt mit den Seitenhöhlen zusammen (menschliche Embryonen von 13,6 mm Nackenlänge). Die Höhlung verschwindet zuerst im Lobus und in dem

Riechhirn.

[1]) Die hintere Bogenfurche heisst deshalb auch die Ammonsfurche, Sulcus ammonis = Sulcus hippocampi. — [2]) Huxley. — [3]) Auch Balkenstiel genannt.

Tractus olfactorius und erhält sich länger in dem Trigonum (fünfter Monat). Der Bulbus wird als besonderer Abschnitt erst spät deutlich: im dritten Monat ist er dem Tractus gegenüber noch wenig ausgeprägt. Der Tractus hat bei dem Fötus ein anderes Aussehen als bei dem Erwachsenen, er senkt sich nicht ausschliesslich an das Trigonum olfactorium hinab, sondern wendet sich mit einem grossen Teil lateralwärts nach der Insel hin. Die Beziehungen zur Insel sind aus der Fig. 321 ersichtlich. Das Rhinencephalon erreicht die Insel unten und medial und geht einen direkten Zusammenhang ein mit den Windungen, welche im siebten Monat entwickelt sind. Der mediale Teil des Rhinencephalon zieht gerade aus zum Gyrus hypocampi, um in dem Uncus sein Ende zu finden.

In der systematischen Anatomie werden Bulbus und Tractus olfactorius als „Nervus" olfactorius bezeichnet, aber sie sind, vom embryologischen Standpunkt aus, Teile der Hemisphärenblase und verdienen als solche die besondere Bezeichnung: Rhinencephalon. Der Mensch gehört mit den Affen und den Walen zu den mikrosmatischen Säugetieren, bei denen die Ausdehnung des Riechhirns eine mässige ist; andere Tiere werden als makrosmatische bezeichnet, weil das Geruchsorgan und das Rhinencephalon einen bedeutenden Umfang besitzen: (Ungulaten, Carnivoren, die meisten Säuger). Diese zutreffende Einteilung vom Standpunkte der vergleichenden Anatomie aus (Turner) ist für die Embryologie von Interesse, weil daraus hervorgeht, dass der Mensch in seiner embryonalen Periode zu der Reihe der makrosmatischen Formen gehört. — Die vergleichende Anatomie lehrt ferner die Zusammensetzung des Rhinencephalon aus dem Bulbus und Tractus olfactorius und Lobus Hippocampi, wobei der Uncus das Centrum der äusseren Wurzel des Tractus darstellt. Auch in diesem Punkte decken sich Anatomie und Embryologie. Durch die verfeinerten Methoden wurde nachgewiesen, dass überdies das Ammonshorn, die Fascia dentata, der Fornix, das Septum pellucidum und die Commissura anterior wesentliche Teile des Rhinencephalon darstellen. — Das embryonale Rhinencephalon zeigt anfangs an seiner Oberfläche nur graue Substanz. Die weissen Züge der Nervenbündel kommen später.

His, Abhandl. der Sächs. Gesellsch. Nr. 8. 1889. — Turner. Internat. med. Kongr. in Berlin 1890. Sect. Anatomie und Journ of Anat. London 1890. — Retzius, l. c. Dort viele Abbildungen und Litteraturangaben.

Das Ependym der Vorderhirnblase, die Plexus chorioidei und die Seitenventrikel.

Die dorsale Wand der Vorderhirnblase wird auf eine einfache Schichte von Spongioblasten reduziert. Anfangs erhebt sich die daraus zusammengesetzte Deckplatte (Fig. 319), dann senkt sie sich ventrikelwärts in die Tiefe des Hirnrohres. Sie lässt dabei einen Raum zwischen sich, in den das Mesoderm der primitiven Schädelkapsel eindringt, um die „Sichelfalte" zu erzeugen und damit das Material für den Gefässreichtum der Plexus chorioidei zu liefern. Die letzteren sind also von den Abkömmlingen zweier Keimblätter hergestellt aus Ektoderm, das als Epithel der Hirnkammern, wie der Gefässgeflechte verwendet ist und aus Mesoderm, das die eigentliche Gewebsmasse der Plexus liefert. Die nächste Ent-

wickelung liefert eine paarige Anlage der zuerst einfachen Plexus. Sie haben die Form eines doppelten Streifens von Gefässzellen, welche in die Höhle des dritten Ventrikels hineinhängen, als mittleres Adergeflecht Plexus chorioideus medius bezeichnet (in der Fig. 323 als zwei kleine, getrennte weisse Anhänge des Ependym sichtbar). An dem Foramen Monroi, also an dem Eingang in die Hemisphärenblasen, dringt eine Fortsetzung der Plexus hinein. Gleichzeitig entsteht aber auch von der Fissura hippocampi [1]) aus eine Ependymfalte, die sich mit Mesoderm füllt. Sie verhält sich ebenso wie jene an der Decke des verlängerten Markes und des Zwischenhirnbläschen: die Wand der Hemisphärenblase verdünnt sich und geht wie dort in eine einfache Lage ependymatöser Zellen über, welche sich faltet. Diese Ependymfalte dringt lateralwärts in das Innere der Seitenventrikel, nimmt bedeutend an Umfang zu und erstreckt sich, der Fissura hippocampi folgend, bis in das Unterhirn, stets das Ependym vor sich hertreibend.

Adergeflecht.

Das seitliche Adergeflecht gelangt so bei dem Erwachsenen in die Cella media und in das Unterhorn, allerdings klein und zusammengefallen im Vergleich zu dem Verhalten im Embryo, bei dem es den weiten Raum der Seitenventrikel vollkommen ausfüllt (Fig. 323). Bei der Entfernung der Adergeflechtsfalte durch Herausziehen von aussen her wird der Zusammenhang des Ependym mit der Hirnwand zerstört. Der klaffende Spalt, der vom Foramen Monroi bis zur Spitze des Schläfenlappens der Fissura hippocampi entlang hinabreicht, stellt die schon oben erwähnte seitliche Hirn- oder die grosse Hemisphärenspalte (Fissura cerebri magna) [2]) dar.

Aus jedem in der Hemisphärenblase vorhandenen Hohlraum (Fig. 323) entsteht ein Seitenventrikel des ausgebildeten Organes. Diese gehen ihrerseits aus dem Raum der anfangs unpaaren Hemisphärenblase hervor, deren Hohlraum von dem der Vorderhirnblase abstammt. Die seltsame Form erhalten die Seitenventrikel nach und nach durch die Verlängerung des Lobus occipitalis, frontalis und temporalis, und durch die im Innern sich entwickelnden Teile, wie Corpus striatum, Nucleus lentiformis, Hippocampus u. dergl. m. Nur die Cella media der Seitenventrikel, welche unmittelbar im Bereich des Foramen Monroi und weiter dorsal sich findet, ist aus der primitiven Höhle hervorgegangen, die übrigen Abschnitte: Vorder-, Hinter- und Unterhorn sind Derivate des ursprünglichen Hohlraumes und von ungleichartigem Wert. Das Unterhorn ist durch das an die Ausbildung der Fissura cerebri magna geknüpfte Auswachsen des Seitenventrikels hervorgegangen und das Hinterhorn ist eine Abzweigung des Unterhorns. Der Ventriculus septi pellucidi zwischen den beiden Lamellen des Septums hat weder mit dem dritten noch mit den Seitenventrikeln ursprünglich einen Zusammenhang. Er ist ganz anders aufzufassen als jene, nämlich als eine Spalte zwischen den Hemisphärenwänden, welche (ventronasal) vor der Lamina terminalis entstand und einem Subduralraum entspricht.

---

[1]) Fissura chorioidea. — [2]) Fissura cerebri transversa.

b) Aussere Umgestaltung der Hemisphärenblasen durch Furchen und Windungen.

Die Umgestaltung der glatten Oberfläche der Hemisphären beginnt im 6. Monat; es werden alle Hauptgliederungen angelegt und im 7. und 8. Monat weiter fortgeführt. Die Furchen dieser Entwickelungsperiode sind wie schematische grosse Linien, welche die Grundform für die Anordnung der Windungen vorzeichnen. Es besteht dabei ein ansehnlicher Grad von Freiheit, insofern als die eine Furche früher und vollständiger in einem Fall auftritt, in dem andern später und unvollständiger. Auch die Form ist manchen Schwankungen unterworfen, Varianten, welche auch im reifen Organ das Studium der Oberfläche erschweren. Diese Umstände sind bezüglich der folgenden Angaben, welche die generelle Anordnung darlegen wollen, stets im Auge zu behalten. Nach dem Verschwinden der transitorischen Furchen und Windungen glättet sich die Oberfläche wieder und dann treten die permanenten Furchen und die permanenten Windungen auf. Wir betrachten zuerst die Furchen, weil sie die entscheidenden Grenzlinien ziehen sowohl für die grossen Lappen (Lobi) als für die kleineren, die Läppchen (Lobuli), welche sich dann wieder in Windungen, Gyri gliedern. Unter den Furchen sind zuerst die Fissuren (Fissurae) zu nennen. Sie sind das Ergebniss einer Einbiegung der noch dünnen Wand des fötalen Hemisphärenbläschens. An der lateralen Fläche entsteht so die Fossa, später die Fissura Sylvii, an der medialen Fläche die Fissura parieto-occipitalis und die Fissura calcarina. Die Primärfurchen, Sulci primarii sind diejenigen Furchen, die sich durch eine relativ unveränderliche Gestalt und Lagerung der Hauptzüge und durch bedeutende Tiefe auszeichnen. Die dritte Furchenart wird als sekundär bezeichnet, weil sie zuletzt erscheint und vielen Varianten unterworfen ist. Die Sekundärfurchen sollen hier keine Berücksichtigung finden.

Fissuren. Fissuren: 1. die Fossa Sylvii wandelt sich durch die Entwickelung der einzelnen Abteilungen des Operculum in eine tiefe Fissur um: die Fissura Sylvii. Diese nimmt nach dem ganzen Verhalten zu der Insel (Fig. 321) eine besondere Stellung in der Reihe der Fissuren ein: in der Fissura Sylvii sitzen mehrere Windungen, die bedeckt sind von mehreren Windungen des Operculum, Einrichtungen, die bei den übrigen Fissuren nicht wiederkehren. Bei diesen besteht allerdings auch eine ansehnliche Tiefe, allein in dieser Tiefe sind Windungen selten und wenn sie vorkommen, nur vereinzelt vorhanden. Windungen solcher Art, die in der Tiefe der Fissuren oder der Primärfurchen auftreten, werden als Übergangswindungen (Plis de passage) bezeichnet. Sie erscheinen spät, während die Insel eine der frühesten Bildungen der Hemisphären

darstellt. Den Fissuren entspricht inwendig, an der Höhlenfläche der Hemisphären eine Hervorwölbung; der Fissura Sylvii nicht.

In der zweiten Hälfte des 5. Monats fängt die Operkularbildung um die Insel herum an. Vor allem senkt sich der hintere Winkel ein, dann folgen die Partien der Parietal- und Temporalregion. Vom 6.—8. Monat wachsen alle Teile des Operculum der Länge und der Breite nach und wölben sich über die Insel. Im 9. Monat ist nur eine dreieckige Partie unbedeckt und bei dem Neugeborenen findet sich von der früheren freiliegenden Insel keine Spur mehr oder nur ein sehr kleiner Rest. Nun ist die „Fissura" Sylvii mit ihren bekannten Schenkeln in ihrer Anlage fertig. Die Sulci und Gyri der Insel treten in der zweiten Hälfte des fünften Monats auf, zuerst eine Gefässfurche, von der Arteria fossae Sylvii herrührend. Sie teilt die Insel in zwei Abschnitte: Lobulus insulae anterior und posterior. Im 7. und 8. Monat werden weitere Furchen angelegt. Im 9. Monat nehmen sie ihr charakteristisches Gepräge an.

Die Fissura parieto-occipitalis (Fig. 324) entsteht hinter dem Splenium corporis callosi, wo sie mit der Fissura calcarina

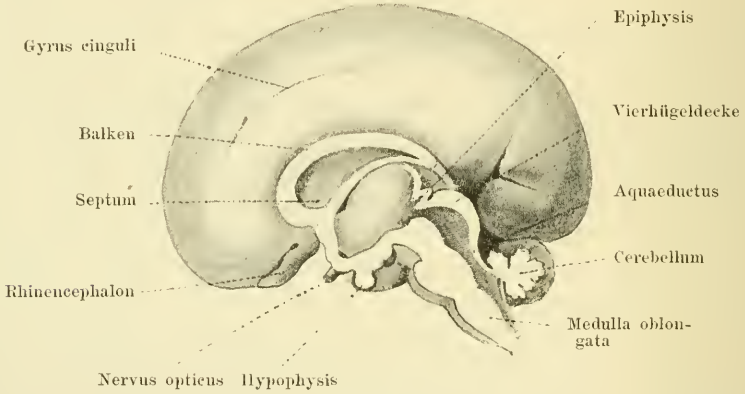


Fig. 324.

Menschlicher Fötus, 6. Monat. Medianschnitt durch das Gehirn. Chlorzink. Alkohol 70%.

in einem Winkel zusammenfliesst, der für das erste Auftreten charakteristisch ist. Die Fissura parieto-occipitalis grenzt den Hinterhauptslappen gegen den Scheitellappen ab. Anfangs steigt sie in die Höhe mit einer leichten Konkavität nach vorn, welche sich später in einen nach vorn konvexen Verlauf verwandelt (Fig. 324). Sie kann oft schon in kurzer Zeit die mediale obere Kante der Hemisphären erreichen, sich dort sehr stark bemerkbar machen und verschieden weit über die Mantelkante hinaus in die Dorsalfläche einschneiden. Die Fortsetzung auf die Dorsalfläche der Hemisphäre ruft dort jene Bildung hervor, welche schon oft als Affenspalte bezeichnet wurde (Siehe Fig. 325, wo diese Spalte sichtbar ist).

Affenspalte.

Das Erscheinen dieser Querfurche ist wahrscheinlich eine phylogenetische Erinnerung. Bei weiterer Entwickelung kann die Spalte beträchtliche Ausdehnung gewinnen.

Die Fissura calcarina erscheint im 5. Monat. Im Anfang des 6. Monats wendet sie sich in scharfem Winkel nach rückwärts (Fig. 324). Dann wächst auch sie nach dem Mantelrande hin. An dem gemeinsamen Schenkel der Fissura calcarina und der Fissura parieto-occipitalis ist die Tiefe der beiden Furchen zuerst am grössten, setzt sich aber auf den weiteren Verlauf fort, wie sich denn überhaupt beide durch besondere Tiefe auszeichnen (beim Erwachsenen 2 cm). Die Fissura calcarina zieht gegen den Occipitalpol hin und überschreitet ihn bisweilen, um oft erst auf der dorsalen Fläche zu enden. Zwischen diesen beiden Furchen befindet sich der Gyrus medialis occipitalis (Cuneus). Er und der nahe Gyrus lingualis gehören zur Sehsphäre. Die Sehnervenfasern endigen in den beiden Lippen der Fissura calcarina: im Innern entspricht ihr eine Wölbung des Vogelspornes, des Calcar avis.

Die Fissura transversa cerebri (Fissura hippocampi) läuft in der schon oben wiederholt erwähnten Weise dem inneren Ring des Randbogens entlang und folgt dem Hippocampus. Sie entsteht am Ende des 2. Monates und wird von Ependym verschlossen.

Die Fissura collateralis entsteht am Ende des 6. oder am Anfang des 7. Fötalmonates und zwar als eine Grube, welche die Mitte des Schläfenlappens einnimmt (Fig. 326). Sie dehnt sich dann nach vorn und hinten aus und ist in der Mitte am tiefsten. Auf der (Fig. 326) ist sie wie die übrigen Fissuren durch eine besonders starke Linie hervorgehoben. Medial von ihr liegt der Gyrus occipito-temporalis medialis, lateral der Gyrus occipito-temporalis lateralis (Fig. 326): die Fissura collateralis bedingt die Eminentia collateralis und das Trigonum an der Wand des Unterhorns in dem Seitenventrikel.

Die Fissura collateralis ist erst jüngst in die Reihe der Fissuren aufgenommen worden, nachdem ihre Wertschätzung lange Zeit hin- und hergeschwankt hat.

Primärfurchen, Sulci primarii.

Der Sulcus centralis (oder Rolando) erscheint im 6. Monat (Figg. 325 und 326), er ist in diesem abgebildeten Gehirn rechts stärker entwickelt als links. Die mittlere Portion erscheint zuerst. Im 7. Monat fängt die Furche an geschlängelt zu werden. Von den beiden beständigen Biegungen, Genu superius und inferius (Broca) erscheint fast immer zuerst die obere (die Biegungen siehe Fig. 327, wo diese Furche mit dicker Linie zwischen den beiden Windungen: Gyrus centralis anterior und posterior angegeben ist). Diese Windungen enthalten später das motorische Centrum der Stammesmuskulatur. Männliche und weibliche Gehirne.

Der Sulcus centralis ist vielfach studiert, weil man in seinem Verhalten einen Unterschied zwischen männlichem und weiblichem Gehirn zu entdecken meinte. Die Entfernungen der beiden Enden sollten von den Stirn- und Hinterhauptspolen vom 8. Monat an, bei dem männlichen Geschlecht grösser

sein als bei dem weiblichen. Die Entfernung des lateralen Endes der Rolandsfurche vom Hinterhauptspol ist bei den männlichen Föten grösser, also damit die Entwickelung der betreffenden Partien eine stärkere. So würden die Meinungen all jener bestätigt, welche annehmen, dass der Stirnlappen im männlichen Geschlechte mehr entwickelt ist als im weiblichen. — Desgleichen ist die Thesis aufgestellt, die Länge des Sulcus centralis sei absolut und relativ vom 8. Monat bei männlichen Föten grösser als bei den weiblichen. Diese Angaben sind aber in der neuesten Zeit sowohl für die Föten als für die Erwachsenen bestritten (Eberstaller, Cunningham, G. Retzius).

Der Sulcus praecentralis. Er liegt nasalwärts von dem Sulcus centralis (Rolando) und tritt gegen das Ende des 6. Monats deutlich hervor. In dem abgebildeten Fall (Fig. 325) waren nur die beiden Endpunkte der Furche durch Vertiefungen angedeutet. Diese Furche begrenzt den Gyrus praecentralis nasalwärts.

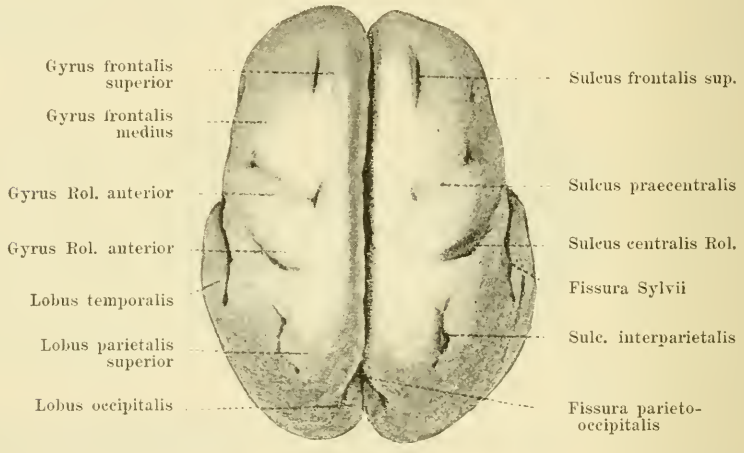


Fig. 325.

Grosshirn von oben. Menschlicher Fötus, 6. Monat (1. Hälfte). Dasselbe Objekt wie das des Medianschnittes. Chlorzink. Alkohol 70°.

Der Sulcus frontalis superior ist zuerst als eine kurze, sagittalverlaufende Einsenkung vorhanden (Fig. 325). Im 8. Monat ist ihre Ausdehnung schon beträchtlich. Zu beiden Seiten liegt der Lobus frontalis superior und medius. In demselben Monat kann der Sulcus frontalis inferior schon ansehnlich entwickelt sein (Fig. 327), wobei sein hinteres Ende gleichzeitig den zunächst liegenden Abschnitt des Sulcus praecentralis[1]) darstellt, während die vordere Abteilung den aufsteigenden Schenkel (Ramus adscendens anterior) der Fissura Sylvii umgreift. Dieser Sulcus frontalis inferior begrenzt die Sprachwindung, Gyrus frontalis inferior (Fig. 327).

[1]) Sulcus praerolandicus.

Der Sulcus interparietalis zieht über die Höhe des Scheitellappens als eine gebogene Furche (Fig. 327), welche nasalwärts sich gabelt. Diese Gabelung dehnt sich später aus und läuft in einiger Ausdehnung dem Sulcus centralis (Rolando) entlang. Im ausgebildeten Zustand heisst sie Sulcus postcentralis und begrenzt dann den Gyrus postcentralis nach hinten. Der Hauptzug der Sulcus interparietalis trennt in seiner vollen Ausbildung bei dem Fötus vom Anfang des 8. Monats an den Scheitellappen in zwei Läppchen: in den Lobus parietalis superior und in den Lobus parietalis inferior.

An der Seitenfläche der Hemisphären erscheint (6—7 Monat) der Sulcus temporalis superior. Er fängt an dem hinteren Ende des Schläfenlappens an; in den folgenden Monaten nähert er sich dem vorderen Pol des Lappens. An der Fig. 327 ist diese Furche schon an-

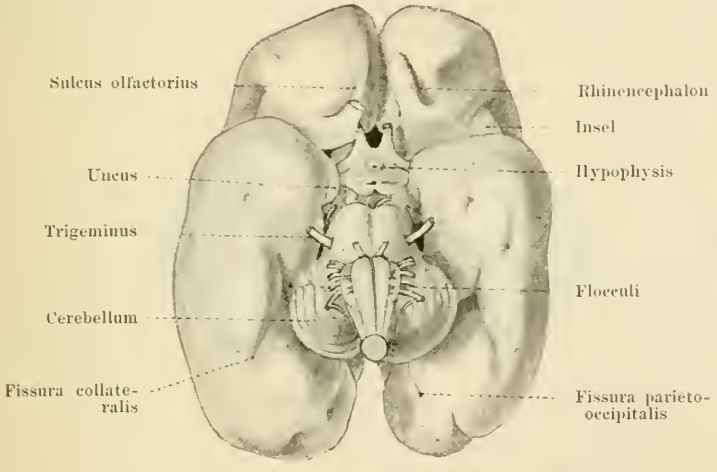


Fig. 326.
Gehirn von unten. ♀ Fötus vom 6. Monat. Basale Fläche.

sehnlich, reicht aber vorzugsweise dorsalwärts, in der Mitte unterbrochen, wodurch die Unterscheidung eines Ramus adscendens und eines Ramus horizontalis nahe gelegt wird. Im 8. Monat scheidet der Sulcus temporalis superior zwei Gyri: den Gyrus temporalis superior und den Gyrus temporalis inferior (Fig. 327).

An der medialen Fläche wird die Gliederung der Hemisphären, abgesehen von den schon erwähnten Fissuren, auch noch durch den Sulcus cinguli eingeleitet, der in weitem Bogen das Knie des Balkens umgreift und in der Höhe des Splenium gegen den Mantelrand aufsteigt. An dem fötalen Gehirn vom Anfang des 6. Monates, ist eine schwache Andeutung dieser Furche vorhanden, die in ihrem Verlauf, im Vergleich zu später noch auf einen kleinen Raum beschränkt ist. Im 8. Monat ist

diese Furche dann vollkommener entwickelt. Sie kann in einzelnen Abschnitten angelegt werden und auf solche Weise Unterbrechungen erleiden. Die Furche gliedert die mediale Hirnfläche in den Gyrus cinguli, der den Balken umgreift, in den Gyrus medialis fronto-parietalis, der bis zur Mantelkante reicht und endlich in den Praecuneus, der ventral von der Fissura parieto-occipitalis liegt.

Auf der orbitalen Fläche der Hemisphären findet sich der Sulcus olfactorius. Im 6. Monat erreicht er gewöhnlich eine Länge von 3—4 mm (Fig. 326). In seiner Tiefe liegt der Nervus olfactorius. Durch diese Furche wird ein Gyrus orbitalis medialis abgeschieden und ein Lobulus orbitalis lateralis, auf dessen dreieckiger Oberfläche sich später eine weitere Furche entwickelt (Sulcus orbitalis), mit zahlreichen Varianten, unter denen eine H-Figur (Broca) in zwei Drittel der Fälle vorkommen soll.

Herkunft der Windungen.

Die Herkunft der Furchen und Windungen ist verschiedenartig aufgefasst worden: intensives Wachstum einzelner Partien soll die Oberfläche der Hemisphärenblasen auszeichnen; während die einen Teile stark wuchern

Fig. 327.
Grosshirn von der Seite. Menschlicher Fötus vom 6. Monat.

(Windungen), würden andere Teile im Wachstum zurückbleiben. Der Druck des Schädels soll überdies von Einfluss sein. Wenn sich die gesamte Hirnoberfläche rascher ausdehnt als die Hirnkapsel, so muss sich die Oberfläche falten. Auch wurde an Druckwirkungen von Seiten der Arterien, der Venen und der Pia mater gedacht. Ansprechend ist der Gedanke, dass die zur Oberfläche der Hemisphären ziehenden Nervenbündel die Gliederung hervorrufen. Alle diese mechanistischen Erklärungsversuche stossen auf Schwierigkeiten, sobald eine strenge Beweisführung versucht wird. Weder die Anordnung der Gefässe, noch die Einwirkung der umschliessenden Schädelkapsel, noch auch die Wachstumsenergie der grauen Substanz vermögen für sich allein das typische Bild der Hirnfurchen zu erklären. Normale Windungen kommen bei hochgradig abnormer Gefässanordnung vor und Furchen und Windungen treten auf an Gehirnen, die keine Schädelkapsel umschloss. Andererseits kommen innerhalb der Schädelkapsel sowohl Organe mit glatter Hirnoberfläche (Lissencephalie) vor, wie andere mit vielen Windungen (Gyrencephalie).

Eine zufriedenstellende Aufklärung giebt der Transformismus. Ehe noch von ihm die Rede war, hatten schon Leuret und Gratiolet in dem Hirn

der Primaten das Schema der Gehirnwindungen des Menschen erkannt. Die Studien in dieser Richtung ergaben, dass die Primaten in ihren niedern Formen gleichfalls mit glattem Gehirn beginnen, in ihren höheren (namentlich den Anthropoiden) mit dem Relief des menschlichen Gehirns eine grosse Übereinstimmung aufweisen. Dabei zeigt sich eine allmähliche (phylogenetische) Ausbildung bei den Primaten, die in der Ontogenie des fötalen Menschenhirns wiedererscheint. An der Innenseite des Stirnlappens ist z. B. bei der Mehrzahl der Primaten nur der Sulcus cinguli entwickelt, und sind dadurch zwei Gyri ausgeprägt: der Gyrus cinguli und der Gyrus medialis fronto-parietalis (Fig. 324). Aber auch diese Anordnung ist vor dem Balkenknie noch unvollkommen. Bei den grösseren und höher stehenden Primaten (Cynocephalus, Orang u. s. w.) umgreift dagegen die genannte Furche schon den ganzen Balken nach vorn, und die über ihr gelegene Partie des Stirnlappens zeigt auch Furchen und Windungen, die mit den dorsalen Windungen des Stirnlappens zusammenhängen. Die Centralfurche (Sulcus centralis [Rolando]) ist zwar bei allen wahren Affen, mit Ausnahme der kleinen Affen Amerikas, vorhanden, allein die dazu gehörige Windung (Gyrus centralis anterior, Fig. 327) ist bei den meisten bis hinauf zu dem Chimpanse und Orang noch mangelhaft entwickelt, ähnlich wie in Fig. 327, welche nach dem Gehirn eines sechsmonatlichen menschlichen Fötus entworfen ist. Bezüglich des Gyrus centralis posterior gilt dasselbe, er ist von dem Lobulus parietalis superior (Figg. 325 u. 327) bei vielen Affen gar nicht deutlich abgegrenzt. Allein wenn man die ganze Reihe von den einfacheren Cebus, Macacus bis zu Semnopithecus, Ateles, Hylobates, Chimpanse, Orang und Gorilla und zum Menschen hinauf verfolgt, so zeigt sich die immer deutlichere Entfaltung des Gyrus centralis posterior und gleichzeitig seine scharfe Abgrenzung gegen die Scheitelwindungen hin sowohl an der dorsalen als an der medialen Hirnkante. Alle diese Teile erscheinen bei dem Chimpanse relativ ebenso entwickelt wie bei dem Menschen. In der Ontogenie des menschlichen Fötus erscheinen diese allmählichen Entwickelungsstufen der Primaten wieder. Bei den Cynocephalen, Cercopithecus und Macacus stehen die Windungen etwa auf der Entwickelungsstufe des Gehirns eines menschlichen Fötus vom Ende des 7. Monates; kurz die Übereinstimmung der Windungen und Furchen ist bei den Primaten und dem Menschen eine durchgreifende. Sie sind nach ein und demselben Typus gebildet. Die Gehirne aller übrigen Säugetiere sind in ihren Furchen und Windungen nach einem verschiedenen Typus geformt, und also in dieser Hinsicht nicht direkt vergleichbar[1]). Das Affengehirn kann man als eine phylogenetische Vorstufe auffassen.

Pansch, Die Furchen und Wülste am Grosshirn des Menschen. Leipzig 1879. — Mingazzini, G., Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen von Moleschott. Bd. 13. — Cunningham, a. a. O — Retzius, G., a. a. O.; in den beiden letzterwähnten Werken ist besonders auch die Variabilität der Furchen und Windungen illustriert. Berücksichtigt man diese auffallende Erscheinung, dann schwindet die Hoffnung fast gänzlich, jemals Rassenunterschiede oder kriminelle Zeichen in dem Windungstypus nachweisen zu können. Nur die Fissuren und Primärfurchen geben sichere Linien und grenzen die einzelnen Gebiete erkennbar voneinander ab. In der Gestaltung der kleinen Hirnwindungen bestehen keine fixen Typen, sondern sie fliessen mittelst mancherlei Gradationen in einander über. Das ist das Resultat einer genauen Untersuchung von 100 Gehirnen in Schweden (G. Retzius). In Deutschland ist Eberstaller, in Russland Sernoff, in Italien Giaccomini, in Frankreich Broca und in Irland Cunnigham zu demselben Ergebniss gelangt. Diese Variabilität des Organs bereitet sich schon in den fötalen Hemisphären vor innerhalb der konstanten

[1]) Die Litteratur über diese Fragen siehe bei Cunningham, a. a. O.

Grundlinien, den Fissuren und Primärfurchen. — Über die mechanische Deutung der Vorgänge bei der Entstehung der Windungen siehe His, Körperform, a. a. O. und Strasser, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. 2. 1892, dessen Artikel die Litteraturangaben enthält.

i) Das periphere Nervensystem.

Allgemeines.

An der ventralen Hälfte des Medullarrohres wachsen die motorischen Wurzeln in Form von Nervenfortsätzen hervor. Sie stellen eine Reihe dar, aus ebenso vielen Nerven als Urwirbel an dem embryonalen Rumpf entstehen (bei dem Erwachsenen 32—35). Die motorischen Wurzeln verbinden sich mit den aus den Spinalganglien hervorwachsenden sensiblen Nerven, welche in der gleichen Zahl entstehen. Aus der Verbindung des sensibeln und des motorischen Nerven entsteht der gemischte Nervenstamm (Fig. 328). Diese Art der Entstehung vollzieht sich mit grosser Regelmässigkeit, so dass sich am Stamm des Körpers eine streng segmentale Anordnung der Nerven ergiebt[1]). Sie ist ebenso scharf ausgeprägt wie die Metamerie der Urwirbel und ihrer Derivate, der Myotome und der Sklerotome: soviel Nervenwurzeln soviel Urwirbel. Diese Regelmässigkeit der Anordnung erfährt in der weiteren Entwickelung zwar mancherlei Störungen namentlich im Bereich der Extremitäten, aber die Störungen erreichen doch keine solche Höhe, dass die strenge, mit den Urwirbeln übereinstimmende Gliederung beseitigt würde. Aus dem gemischten Nervenstamm gehen zwei Äste hervor, ein Truncus dorsalis für das dorsale Feld des Seitenrumpfmuskels und die ihm entsprechende Zone der Haut und ein Truncus ventralis, der das ventrale Feld des Seitenrumpfmuskels versorgt. Die motorischen Fasern verteilen sich in den Muskeln, die sensibeln durchbrechen sie, um in der Haut zu endigen. Von dem Truncus ventralis zweigt sich ein Ast ab für die inneren Organe, der Ramus visceralis. Er geht in Nervenbahnen über, welche am Tractus intestinalis und seinen Adnexen, am Urogenitalsystem, sowie am Gefässapparat sich verzweigen und als sympathisches Nervensystem unterschieden werden. Zahlreiche Anhäufungen von Nervenzellen sind in dieses System eingefügt, welche, wenn sie zu Haufen vereinigt sind, als sympathische Ganglien bezeichnet werden. Sie können jedoch auch zerstreut in die Nervenbahn eingelagert sein.

---

[1]) Die Bezeichnung „Neuromerie" (wohl besser Encephalomerie) wird für Spuren einer segmentalen Gliederung in der frühesten Anlage des Centralnervensystems gebraucht. Diese Gliederung soll an querliegenden Erhebungen der Medullarplatte erkennbar sein und zwar sowohl im Bereich der Rautengrube wie der Medulla spinalis. An der Anlage der Letzteren haben schon C. E. v. Bär und Remak darauf aufmerksam gemacht. Über Zeichen der Neuromerie an der Medulla oblongata ist noch nichts entschieden, obwohl das thatsächliche Verhalten nicht schwer zu beobachten ist. Locy, Anat. Anz. 1894. Bd. 10.

Dieses Verhalten der Rumpfnerven findet sich hinab bis zu dem Amphioxus, nur sind dort einzelne Eigenschaften besonders deutlich. So entsteht kein gemischter Nervenstamm, die vordere Wurzel geht direkt zu dem Seitenrumpfmuskel (Fig. 329); die hintere Wurzel hat kein streng umgrenztes Ganglion spinale, die Nervenzellen liegen vielmehr zerstreut in dem Stamm, besonders in der Nähe der Teilungsstelle (Fig. 329). Die hintere Wurzel steigt durch das Myoseptum zur Unterhaut empor und teilt sich dort in eine Nervus cutaneus *dorsalis* und einen Nervus cutaneus *ventralis*, die in dem Ektoderm endigen. Ein dritter Zweig ist der Nervus *visceralis*, welcher den ventralen Rand des Seitenrumpfmuskels umgreifend, nach innen zieht (Fig. 329). Er innerviert die Muskeln des Darmrohres, den Musculus transversus und die Schleimhaut. Der Nervus visceralis ist im Bereich des Mundes dem Vagus der höhern Formen vergleichbar (*Schneider*). Alles, was von der hinteren Wurzel bei dem Amphioxus bekannt geworden, zeigt, dass sie *gemischter* Amphioxus.

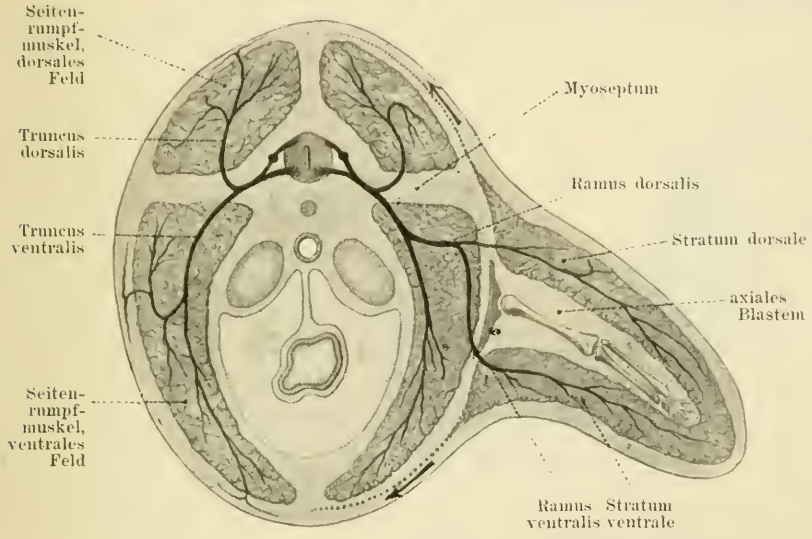


Fig. 328.

Rumpfsegment des Menschenembryo mit einem Nervenpaar und der Anlage der Extremitätenmuskulatur. Schematisch.

Natur ist, insofern der Ramus ventralis unter anderem auch motorische Fasern enthält[1]). Bei Amphioxus liegt das Spinalganglion dicht an der Haut, bei den Cranioten ist es, unter Verkürzung der dorsalen Wurzel, in die Tiefe gerückt.

Die herrschenden Regeln bezüglich des Ursprunges und der Verbreitung der Rumpfnerven werden an dem *Gehirn* beträchtlich abgeändert, doch sind folgende Thatsachen festgestellt, welche beweisen, dass die *Gehirnnerven* in vielen Einzelnheiten nach dem *nämlichen Prinzip* angeordnet sind: sie besitzen *motorische* Wurzeln, deren Nervenkerne ventrale Lage besitzen wie jene der motorischen Rückenmarksnerven. Die Gehirnnerven haben auch *sensible* Ganglien, welche von einer Gang-

[1]) *Hatscheck*, Wiener Anatomen Kongress 1892. Bd. 7. Anat. Anz. Verhandl.

lienleiste entspringen und ebenfalls bilateral-symmetrisch von der Schlussstelle des Hirnrohres ausgehen, auch Rami viscerales mit sympathischen Ganglien finden sich stets in Verbindung mit den echten Hirnnerven. An mehreren, besonders denen der Vagusgruppe ist der segmentale Charakter auch äusserlich an dem Hirnrohre unverkennbar (Fig. 331). Die Unterschiede der Hirnnerven im Vergleich mit denen des Rückenmarkes bestehen darin, dass die Rami dorsales fehlen, also nur die Rami ventrales entwickelt sind, deren Muskeläste nicht von der medialen, sondern von der lateralen Seite her an die Muskelanlagen herantreten (Van Wijhe, Froriep). Der Nerv steigt, um dorthin zu gelangen, über die dorsale Kante der rudimentären Myotome und der Kopfhöhlen hinweg. Manche Austrittsstellen sowohl der sensibeln als der motorischen Nerven sind an dem Hirnrohr überdies verlagert. Es sind zwei Austrittstellen nachgewiesen. Die eine liegt wie am Rückenmark ventral (Fig. 331) und lässt die Nerven aus einer Säule von grauer Substanz hervortreten, die dem Vorderhorn des Rückenmarks entspricht. Es sind dies die ventralen Wurzeln des Hypoglossus, dann des Abducens, Trochlearis und Oculomotorius. Sie charakterisieren sich durch die Lage ihrer Kerne als echte Vorderhornnerven. Die zweite Austrittsstelle liegt lateral und lässt die Nerven aus der zweiten grauen Substanz hervortreten, die als Seitenhorn zu bezeichnen ist. Die Wurzeln des Accessorius entspringen an dieser Stelle; die motorischen Bündel des Vagus schliessen sich an, und einige schwache Bündel treten in den Glossopharyngeusstamm. In der Verlängerung der seitlichen Linie verlassen die Facialisfasern und noch weiter nach vorn die motorischen Trigeminusfasern das Gehirn.

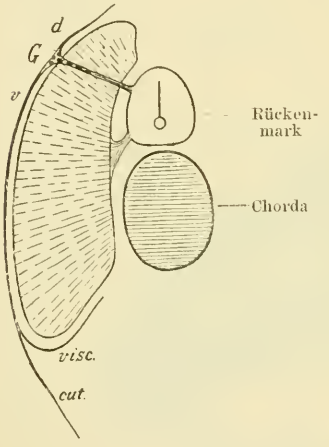


Fig. 329.

Schema eines Spinalnerven des Amphioxus. Der motorische Nerv endigt in dem Myotom, der sensible Nerv *d G v* geht zu der Haut (*cut.*) und gibt einen visceralen (*visc.*) Ast zu den Eingeweiden. Nach Hatschek. *d* dorsal, *G* sensibles Ganglion, *v* ventral.

Die beiden Säulen von grauer Substanz, welche die oben erwähnten Nerven entsenden, sind mehrfach unterbrochen. Es entsteht also schon sehr früh die begrenzte Form der motorischen Kerne, die in dem Rückenmark fehlt. An der Fig. 331 sind diese zwei Austrittslinien an den Nervenstämmen deutlich zu erkennen und die Figg. 330 u. 334 zeigen den innern Zusammenhang mit den Kernen, welche in der Grundplatte und in der Seitenplatte liegen. Die eben genannten Nerven erhalten durch ihren Ursprung aus dem Hirnrohr die Eigenschaften gemischter Kopfnerven. Um diese Stämme zu erreichen, steigen bisweilen die

Gemischte Kopfnerven.

motorischen Nerven, wie z. B. an der Medulla oblongata von den Kernen aus, dorsalwärts (Fig. 331, Facialis), biegen sich dann um, legen sich an die Kopfganglien an, verlaufen an ihnen abwärts, um sich dann zur Muskulatur des Visceralskelettes zu begeben.

Bei Selachiern, die unter den Wirbeltieren der Stammform wahrscheinlich sehr nahe stehen, bieten die Nervenursprünge des Kopfes schon mannigfache Übereinstimmung mit den bei den Säugetieren und bei dem Menschen vorhandenen. Das ist eine Thatsache, welche durch die Untersuchungen sowohl der vergleichenden Anatomie als der vergleichenden Embryologie erkannt worden ist. Nur wenige Forscher zweifeln folglich daran, dass die Organisation der höhern Formen auch in dieser Hinsicht von den niedern ererbt sei. An dem embryonalen Selachierkopf sind die Kopfnerven ebenfalls in Vorderhorn- und Seitenhornnerven angeordnet. Die drei Augenmuskelnerven sind echte Vorderhornnerven. Die übrigen Nerven sind zusammengesetzt wie bei den höhern Tieren und dem Menschen aus motorischen (Seitenhornnerven) und sensibeln (Ganglien-) Nerven und zwar gilt dies für den Trigeminus, Acustico-Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Unter solchen Umständen ist es eine wohlbegründete Folgerung, dass die Kopfnerven der Wirbeltiere und des Menschen im allgemeinen auch segmentale Eigenschaften besitzen und dass die Gebiete, in denen sie sich verbreiten, Segmenten entsprechen trotz mancher Eigenart, welche der endgültigen Deutung so grosse Schwierigkeiten bereitet. Der Kopf ist mit keinen andern Mitteln aufgebaut als der Rumpf. Je weiter wir in der Stufenreihe der Organismen hinabsteigen, um so deutlicher tritt diese Erscheinung hervor. Bei den wirbellosen Tieren ist die Herrschaft der Metamerie noch in einem solchem Grade durchgreifend, dass die einzelnen Stücke einen hohen Grad von biologischer Vollendung besitzen. Man hat sie deshalb Zooide genannt. Der Nachweis der metameren oder segmentalen Natur des Kopfes der Wirbeltiere macht allerdings im prootischen Abschnitt enorme Schwierigkeiten, die noch lange die Beobachter beschäftigen werden, aber dies ist kein Grund, den Versuch aufzugeben, das Problem der Kopfbildung mit Hülfe der bisher gemachten Erfahrungen auch weiter aufzuklären.

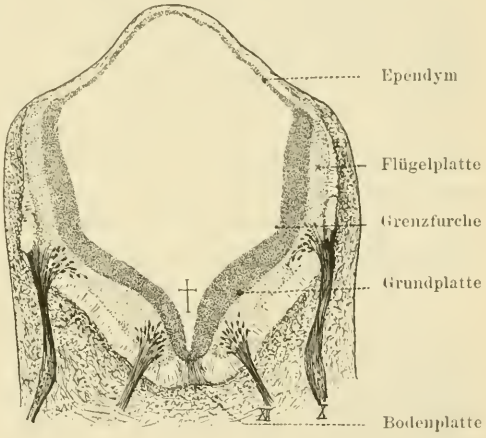


Fig. 330.

Querschnitt durch den Anfang des Rautenhirns eines Embryo von 10,2 mm Länge. 32 mal vergr. † Die mediane Furche. Die mediane Furche persistiert und stellt später den Sulcus longitudinalis dar. *X* Nervus vagus, *XII* Nervus hypoglossus.

Die sensibeln Nerven sowohl des Rumpfes als des Kopfes haben bekanntlich einen durch die Spinalganglien unterbrochenen Verlauf, und zwar wird jede Faser durch eine Nervenzelle unterbrochen. Nach der jetzigen Erfahrung verteilt sich der Achsencylinder derselben in der Zelle, strahlt pinselförmig aus in Bahnen, die bis jetzt noch unvollkommen

bekannt sind, aber doch als Fibrillen gedeutet werden können. Die eintretende Nervenfaser entspringt in den Endapparaten der Sinnesorgane. Aus der Nervenzelle des Spinalganglions entwickelt sich dann ein Fortsatz, der zu einer centralleitenden Nervenfaser wird.

Die bei niedern Tieren, den Lumbriciden, Polychäten, Mollusken u. A. direkt in oder unter die Haut gelegten Zellen sind, bei den höhern Tieren, in die Spinalganglien verlegt. Nur in der Riechschleimhaut ist das ursprüngliche Verhalten, wie es in der Lumbricidenhaut u. s. w. auftritt, beibehalten worden. Sonst besteht überall der Typus der terminalen Endbäumchen, welche die peripheren Anfänge der sensibeln Nerven darstellen. Ob sie im Laufe der Entwickelung auch peripher entstehen und bis zur Spinalganglienzelle hinwachsen, ist wohl für viele wahrscheinlich, nicht für alle. Alle Sinnesorgane sind durch centrifugale und centripetale Nervenfasern mit dem Centrum verbunden.

Kiemenspalten-Organe.

Mehrere der gemischten Kopfnerven: Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und Vagus treten entweder durch die Ganglien selbst oder durch die peripheren Stämme mit dem Ektoderm für kurze Zeit in Kontakt. Diese Berührung findet an dem dorsalen Rand der Kiemenspalten statt und besteht in der temporären Erhebung des Ektoderm zu einem Hügel. Wegen der auffallenden Beziehung zu den Kiemenspalten heissen diese Ektodermhügel: Kiemenspaltenorgane[1]). Sie verschwinden nach kurzer Dauer (bei Rindsembryonen schon bei einer Länge von 12 mm). Sie sind nachgewiesen bei Selachier-, Petromyzon-, Acipenser- und Hühnerembryonen und bei denen der Säugetiere. Ihre Deutung steht noch nicht fest; sie sind vielleicht Reste der Seitenlinie, also Anlagen von Sinnesorganen, welche am Kopf temporär auftreten, aber bald wieder rückgebildet werden.

Der Nervus olfactorius und der Nervus opticus verdienen ihre Namen nur nach altem historischen Brauch. Sie sind in Wirklichkeit Teile des Gehirnrohres, von denen der eine zu dem Rhinencephalon gehört, während der andere einen umgewandelten Abschnitt des Zwischenhirns darstellt. Diese beiden „Nerven" haben eine ganz andere Entstehungsgeschichte als jene des Rückenmarks oder der übrigen Nerven des Gehirns. Sie sind deshalb bei der Entwickelung des Gehirnes schon berücksichtigt worden. Die übrigen zehn Kopfnerven gliedern sich in zwei Gruppen: eine prootische (vor dem Labyrinthbläschen) und eine postotische (hinter dem Labyrinthbläschen liegende). Sie werden nach dem dominierenden Nerven als Trigeminusgruppe und als Vagusgruppe unterschieden (Gegenbaur).

k) Gehirnnerven.

Nervus olfactorius.

Die marklosen Fasern, welche in die Fila olfactoria eingeschlossen sind, entspringen in der Riechschleimhaut; jede Faser von einer Riechzelle, welche als eine bipolare Nervenzelle aufgefasst

[1]) Branchial sense organs (Beard). Sense organs of the lateral line in the head (Spencer). Man schreibt diesen Ektodermhügeln eine bedeutende Rolle zu für die Herstellung von Gehirnganglien oder als Hinweise auf jetzt verlorene Sinnesorgane.

wird. Der centrale Fortsatz gelangt bis zum Bulbus olfactorius und bildet dort ein oberflächlich ausgebreitetes Geflecht. Aus diesem Geflecht erheben sich dann die Endbündel, welche unmittelbar mit Elementen des Rhinencephalon (mit den Glomerulis) in Zusammenhang treten.

Das Riechepithel stellt das Ursprungsorgan der Riechnerven dar (His). Neben den erwähnten cellularen Faserursprüngen kommen auch noch freie intraepitheliale Nervenendigungen vor, durch welche das Gehirn mit der Riechschleimhaut, also in doppelter Verbindung steht, indem es Fasern empfängt und abgiebt. Es ist noch nicht festgestellt, ob diese letzteren Fasern dem Rhinencephalon angehören oder dem Trigeminus. Bei menschlichen Embryonen von 10,2—10,5 existiert noch kein peripherer Olfactorius (keine Fila olfactoria). Nach Ablauf der 5. Woche ist erst ein Nervenstamm nachweisbar von 0,15—0,2 mm Durchmesser, der aus netzförmig verbundenen Ästen besteht. Die Entfernung von Riechgruben und Rhinencephalon beträgt etwa 0,4 mm. Auf dem Boden der Riechgrube stehen radiär gestellte Epithelzellen, dazwischen liegen Keimzellen in Mitose begriffen. Aus ihnen gehen zweierlei Zellen hervor, die bekannten Stützzellen und die bipolaren Riechzellen. Die letztern haben einen ovalen oder spindelförmigen Zellkörper. Der eine (periphere) Fortsatz etwas unregelmässig, oft varikös, ist nach der Riechgrube hingerichtet, der andere (centripetale) fein, oft gewunden, zieht in den Bulbus olfactorius.

In der Mitte des 5. Bebrütungstages erreicht der Riechnerv bei Hühnerembryonen die häutige Schädelkapsel. Im Laufe des 6. Tages wird sie von den Nervenfasern durchwachsen und im 8. Tage umfassen sie den Bulbus olfactorius um dann in das Innere desselben hineinzuwachsen.

Der Nervus opticus entsteht aus dem hohlen Augenblasenstiel, der sich direkt in die Pigmentlamelle fortsetzt. Erst später entsteht die Verbindung mit der Retinalamelle.

Dieser Augenblasenstiel hat noch denselben Bau wie die Wand des Zwischenhirns aus dem er stammt: eine innere Kernzone, und an einzelnen Stellen (aussen) eine helle Lage. Allmählich schwindet der Hohlraum durch das Eindringen der Optikusfasern von der Retina her und durch rinnenförmige Abplattung des ganzen Stieles von unten her. Der Ursprung der Nervenfasern ist in die Retina verlegt. Nicht immer ist der Augenblasenstiel gleich von Anfang an hohl. Bei Teleostiern (Forelle und Häring), ebenso bei Elasmobranchiern ist er anfangs solide, um später hohl zu werden. — Die ersten Optikusfasern entspringen in der Nähe der Area centralis. Allmählich breitet sich ihr Ursprung weiter auf dem Netzhautgrund aus und wachsen auch die jungen Optikusfasern allmählich gegen das Zwischenhirn hin. Sie kommen anfangs nur distal vor, ein Beweis, dass sie von der Retina zum Gehirn wachsen. Die Thesis, dass der Nervus opticus in der Retina entspringt und nach dem Gehirn hinwächst, hat zuerst W. Müller aufgestellt. Sie ist jetzt durch direkte Beobachtung sicher gestellt worden. Der Ursprung der Nerven ist nicht ausschliesslich auf das Lager der grossen Nervenzellen beschränkt, sondern auch von Nervenzellen aus der innern und äussern Körnerschichte abzuleiten.

Der Nervus oculomotorius kommt aus einer ventral liegenden grauen Lage, welche einem Vorderhorn vergleichbar ist, entspricht also

[1]) Froriep, Anat. Anz. 6. Bd. 1891.

einem Vorderhornnerven des Rückenmarks. Er besteht aus mehreren Wurzelfasern. Bei dem menschlichen Embryo von 10,2 mm tritt er vom hintern, ventralen Rand der Haube (Fig. 331) durch das Mesoderm des mittleren Schädelbalkens hindurch, kreuzt auf dem Wege zum Augapfel den Trochlearis an der medialen Seite, später noch den Ramus ophthalmicus Nervi trigemini. Das Ganglion ciliare ist ein sympathisches

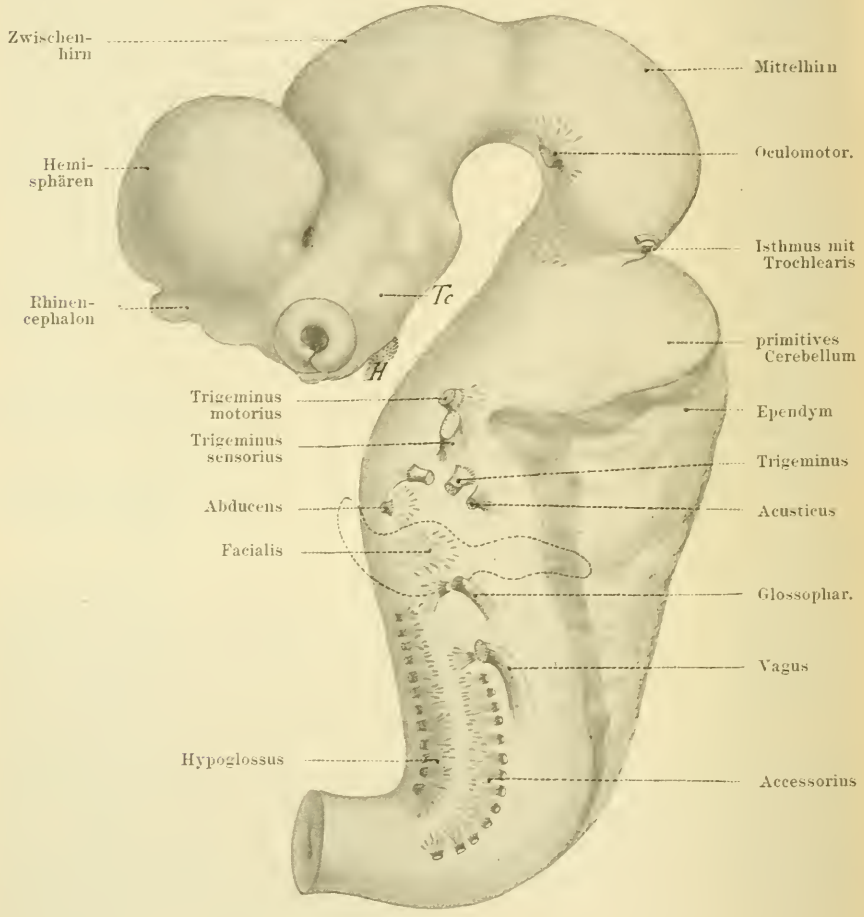


Fig. 331.

Gehirn und Ursprung der Hirnnerven. Menschlicher Embryo von 10 mm Nackenlänge. Nach einer Rekonstruktion, etwa 18 mal vergr. Nach His. *Tc* Tuber cinereum, *H* Hypophysis.

Ganglion, seine Zellen sind, wie jetzt durch die Golgische Methode endgültig nachgewiesen ist, mit vielen Dendriten versehen und stimmen in allen Punkten mit sympathischen Nervenzellen überein.

Bei vielen Säugetieren sitzt das Ganglion ciliare direkt dem Oculomotorius auf (Ungulaten, Carnivoren, Nager). Bei niedern Wirbeltieren sind die Zellen

über grössere Bahnstrecken der Nerven zerstreut (Schwalbe). Ob diese letzteren auch sympathischer Natur sind, ist zu entscheiden.

Während der Anlage findet sich am Oculomotorius auch eine dorsale Wurzel. Bei Elasmobranchiern (Milnes Marshall), bei Lepidosteus (Schneider), bei der Katze, Embryonen von 4 und 5,5 mm Länge, besteht kurze Zeit ein kleines Ganglion, ebenso bei dem Rindsembryo von 32 Tagen (P. Martin). Das sind einige Beweise, dass der Oculomotorius ursprünglich nach dem Typus eines Spinalnerven gebaut war.

Der Nervus trochlearis entspringt in der Wand des Isthmus ventral; dort liegt sein Kern im Bereich der grauen Masse des Vorderhornstranges. Die Fasern wenden sich steil dorsal, gehen nach ihrem Austritt aus dem Hirnrohr durch das Mesoderm der Schädelbasis in gerader Richtung auf das Auge los. Der ventrale Ursprungskern (Fig. 331) legitimiert trotz der seltsamen Austrittsstelle den motorischen Nerven.

Man hat an ihm auch Spuren einer sensiblen Wurzel entdeckt und zwar bei den Selachiern. Bei Ammocoetes, Petromyzon und den Selachiern enthält der Nerv auch sensible Fasern. Viele Ansichten gehen dahin, dass der Nerv ein Teil des Oculomotorius sei. Trochlearis und Oculomotorius gehen aus dem vordersten Teil der Ganglienleiste hervor, die auch als Trigeminusplatte bezeichnet wird (Rabl).

N. trigeminus. Die motorischen Fasern des Trigeminus (Portio minor) kommen von einem Nervenkern, der in der Richtung desjenigen grauen Stranges liegt, welcher oben als Seitenhornstrang bezeichnet wurde (Fig. 331). Die austretende Wurzel liegt medial vom Ganglion nervi trigemini. Die sensible Wurzel wächst aus dem Ganglion (centripetale Fortsätze der bipolaren Zellen) in das embryonale Hirnrohr hinein. Die peripheren Fortsätze schlagen drei verschiedenen Richtungen ein: zu dem Auge (Ramus ophthalmicus); er zieht bei dem Embryo von 10,2 mm Nackensteisslänge bis zum Bulbus und lässt sich noch eine Strecke weit nasalwärts verfolgen. Der Ramus maxillaris zieht zum Oberkieferfortsatz, der Ramus mandibularis zu dem Unterkieferbogen (Fig. 332). Der Ramus mandibularis kreuzt nach kurzem Verlauf die Portio minor, welche dadurch auf die laterale Seite gelangt. Das Ganglion sphenopalatinum und das Ganglion oticum sind, wie das Ganglion ciliare, sympathischer Natur. Sie enthalten multipolare Zellen. Das Ganglion nervi trigemini gehört dagegen zu den cerebro-spinalen Ganglien.

Der Ramus maxillaris und mandibularis treten mit einem Teil ihrer Fasern sekundär mit dem Ektoderm und den Kiemenspalten in Verbindung (Kiemenspaltenorgane, s. S. 540). Letztere haben nur embryonale Existenz und sind vielleicht als Sinnesepithelbezirke aufzufassen. Das gesamte Ektoderm kann, auch nach der Abschnürung des Medullarrohres, einige Zeitlang noch Sinnesepithelien entwickeln. — Der Trigeminus entspricht nach allen vorliegenden Erfahrungen einem Rückenmarksnerven in Entwickelung und Bau seiner Wurzeln. Ob er aber einem Spinalnerven entspricht, oder mehrere in sich vereinigt, ist noch unentschieden.

Abducens. Dieser Nerv entspringt in dem Vorderhornstrang des embryonalen Rautenhirns (Fig. 331) und ist dadurch schon als eine motorische Wurzel charakterisiert. Bei dem Embryo der 5. Woche ist er schon bis in die Nähe des Augapfels gewachsen. Er läuft an den mittleren Schädelbalken vorbei und gelangt medial den Ramus maxillaris und mandibularis kreuzend (dicht an ihrem Ursprung aus dem Ganglion nervi trigemini) zu seinem Muskel.

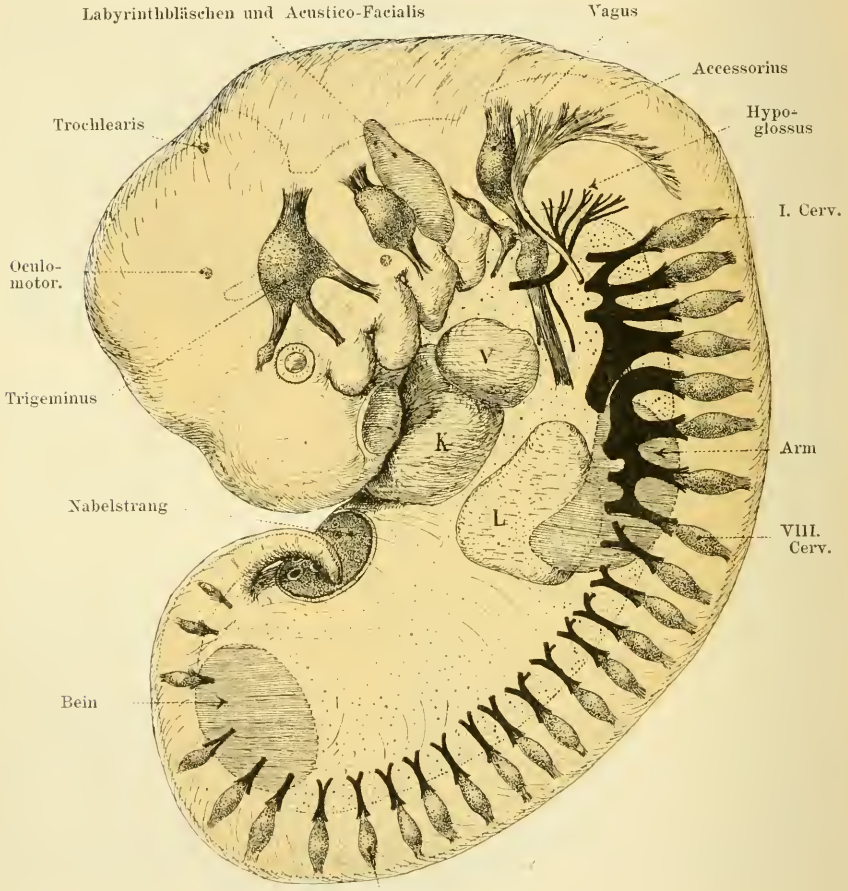


Fig. 332.

Die Wurzeln des peripheren Nervensystems. Menschlicher Embryo von 6 mm Scheitel-steisslänge, 26 Tage alt. Nach Mall.

Die erste Andeutung des Abducens ist bei dem Katzenembryo von 4 mm Nackensteisslänge in Form von Neuroblasten beobachtet. Die Lage ist, wie bei dem Oculomotorius und der motorischen Trigeminuswurzel mehr seitlich, später rückt die Wurzel ventral (P. Martin).

Der Facialis ist der Nerv des Hyoidbogens. Er liegt dicht an dem Acusticus und seinem Ganglion (Embryo von 4 Wochen) und auch bei

den entwickelten Wesen liegen sich noch alle diese Teile so nahe, dass man die beiden Nerven zusammen nennt: Acustico-facialis. Sie ziehen bekanntlich auch eine ansehnliche Wegstrecke miteinander, wobei der Facialis die beiden Ganglien des Acusticus auseinanderdrängt. Zwischen diesen beiden Nervenwurzeln wird später der Nervus intermedius (Wrisberg) sichtbar. Er ist vor dem 3. Monat des fötalen Lebens noch nicht sicher nachzuweisen. — Nachdem die Fortsetzung des N. intermedius, die Chorda tympani, ein spezifischer Nerv ist, so ist sein Ursprung vielleicht im Ganglion geniculi zu suchen. Es enthält 7mal mehr Nervenzellen, als Fasern in der Chorda tympani enthalten sind (His d. J.). Der Nervus facialis entspringt bei dem menschlichen Embryo von 10,2 mm aus dem grauen Strang, der als Seitenhorn bezeichnet wird (Fig. 331) und krümmt sich zu dem Hyoidbogen hinab (Fig. 332). Dort kommt das Platysma zur Entwickelung (menschliche Embryonen von 22 mm grösster Länge). Bei seinem Wachstum zur Herstellung der mimischen Muskulatur nimmt das Platysma seinen Nerven mit, der in zahlreiche Äste zerfällt.

Nervus Vidianus.

Die Chorda tympani ist der erste Ast, der vom Facialis abgeht. Sie besitzt eine ansehnliche Dicke, zieht ventralwärts von der ersten Kiementasche nach vorne, um sich in dem ersten Kiemenbogen zu verlieren. Anfangs hat sie noch keine Verbindung mit dem Lingualis (5. Woche). — Der N. vidianus (Nervus petrosus superficialis major), der Zeit seines Entstehens nach der zweite Ast des Facialis, geht von dem Ganglion geniculi über die vordere Ecke der ersten Kiementasche nach vorn, um schliesslich in dem primitiven Gaumen pinselförmig in Fasern zu zerfallen. Später versorgt er, auf dem Wege durch das Ganglion sphenopalatinum die Nervi palatini mit motorischen Fasern für den Levator veli palatini und den Azygos uvulae. Die Chorda tympani wird später so scharf von den beiden Nervenwurzeln unterscheidbar, dass sie die Anatomie seit langer Zeit als Portio intermedia bezeichnet hat, sie geht zu einem grossen Teile in das (sensible) Ganglion geniculi ein und wird deshalb als Äquivalent einer hinteren Wurzel aufgefasst.

Ganglion geniculi.

Durch die Entwickelungsgeschichte wird verständlich, wie die Chorda in die Paukenhöhle hineinkommt. Die Grenze zwischen Unterkiefer- und Hyoidbogen bildet die 1. Kiemenspalte. Dort zieht die Chorda medial vorbei. Aus einem Teil der 1. Kiemenspalte wird aber die Paukenhöhle, welche die Chorda, in eine Schleimhautfalte eingeschlossen, aufnimmt. — Der Muskel des Steigbügels wird vom Facialis innerviert, weil der Steigbügel vom Hyoidbogen stammt. Das Ganglion geniculi hat spinale Struktur; es enthält bipolare Zellen, gehört also zu dem cerebro-spinalen System der Ganglien und der Facialis wird dadurch gemischter Nerv. — Das Ganglion des Facialis entwickelt sich in gleicher Weise wie die übrigen Spinalganglien, d. h. dorsal. Später gesellt sich die ventrale Wurzel hinzu, letztere scheint sich indes nicht bei allen Tieren zu entwickeln. Nach Fürbringers Beobachtungen ist der Facialis bei Petromyzonten nur sensibler Natur. — Diese und andere Thatsachen machen es wahrscheinlich, dass in dem Facialis ein selbständiger, segmentaler Nerv enthalten ist. Fast jeder Neugeborene hat eine Besonderheit in der Anordnung der Facialisäste. In einer Region kann ein primitiver Zustand bestehen, in der andern ein bedeutend differenzierter. Damit steht im Zusammenhang die verschiedene Anordnung der Facialisäste bei einem und

demselben Individuum. Überdies prägen sich die Varianten der mimischen Muskeln auch in den Nerven aus.

Acusticus. Das Ganglion nervi acustici geht aus der Ganglienleiste hervor. Es liegt an der lateralen Fläche des Rhombencephalon, medial vom Gehörbläschen (Fig. 333) und hat anfangs die Gestalt eines ungleichseitigen Dreieckes (Embryo v. 4. Wochen) mit zwei Abteilungen einer medialen, für das Ganglion cochleare, einer lateralen, für das Ganglion vestibulare. Der aus dem Ganglion hervortretende Stamm des Acusticus liegt der vorderen Wand der Labyrinthblase unmittelbar an. An dieser vordern Wand entwickeln sich auch alle Nervenendstellen mit Ausnahme der Ampulle des hintern Bogenganges, die später innerviert wird. Die aus dem Ganglion central ziehenden Nervenfasern des Acusticus gelangen nach dem verlängerten Mark zu dem Deitersschen — dem Bechterewschen Kern und dem Tuberculum acusticum. Auf diesem Wege kreuzen sie sich. Der Nervus cochlearis liegt nach der Kreuzung hinten, der Nervus vestibularis vorn. Der Acusticus entspricht der hintern Wurzel eines Spinalnerven. In dem Ganglion finden sich bipolare Zellen, die einem Spinalganglion entsprechen.

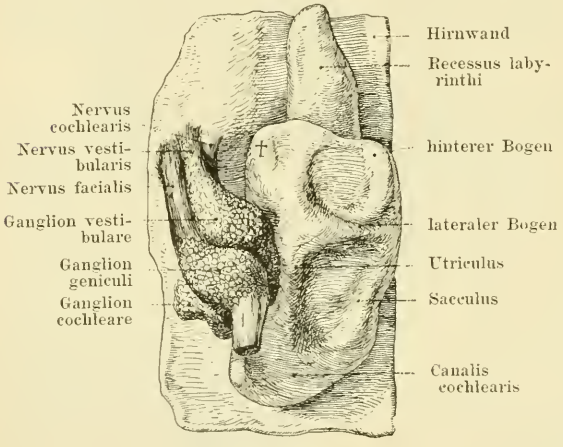


Fig. 333.

Linkes Labyrinthbläschen mit dem Acustico-facialis eines menschlichen Embryo von 10,2 mm Nackensteisslänge, 5. Woche. 40 mal vergr. Nach His d. J. † oberer Bogen.

In dem N. cochlearis liegen Nervenzellen, welche mit dem centripetal wachsenden Nerven nach aufwärts ziehen; ob sie bei dem Erwachsenen persistieren, ist noch unentschieden. Den Formveränderungen des Labyrinthbläschens folgt auch das Ganglion acusticum. Die Hauptmasse des Ganglion cochleare bleibt in unmittelbarer Nähe des Schneckenkanales bei etwa fünf Wochen alten Embryonen. Das Ganglion vestibulare rückt nach dem Vestibulum hin, aber dazwischen bleibt eine kleine Anhäufung in dem schmalen Verbindungsstreifen zwischen Ganglion cochleare und Ganglion vestibulare, Zwischenganglion genannt. Aus ihm geht der mittlere Acusticus-Ast hervor, der einen Teil des Schneckennerven bildet.

Glossopharyngeus. Die motorischen Elemente kommen vom Seitenhornstrang (Fig. 331), die sensibeln Elemente stammen von dem

1) Retzius, G., Biol. Untersuchungen. Bd. 6. 1894. Popowski, J., Morph. Jahrb. 23. Bd. 1895.

Ganglion, das aus der Ganglienleiste hervorgeht. Diese motorischen und sensibeln Wurzeln verschmelzen miteinander und bilden einen gemischten Nerven. Das Ganglion jugulare und petrosum nervi glossopharyngei entsprechen zusammen einem Spinalganglion, sie enthalten bipolare Nervenzellen. Der distale Abschnitt des embryonalen Ganglion ist mit einem Kiemenspaltenorgan (Seite 540) in Verbindung. Der Glossopharyngeus ist ein typischer Visceralbogennerv (Fig. 307), wie der Facialis und der Vagus, soweit Visceralbogen bei den Säugetieren noch zur Anlage kommen. Die Nerven entsprechen in ihrer Lage je einer Kiemenspalte, deren orale und aborale Wand sie innervieren.

Jener Ast, der an der oralen Wand der Kiemenspalte herabzieht, entspricht wahrscheinlich dem Ramus praetrematicus[1]) der Selachier, jener Ast, der an der aboralen Wand herabzieht, dem Ramus posttrematicus (van Wijhe). Am Glossopharyngeus liefert der dem dritten Visceralbogen angehörige Ramus posttrematicus den Ramus lingualis. In spätern Entwickelungsstadien kommt

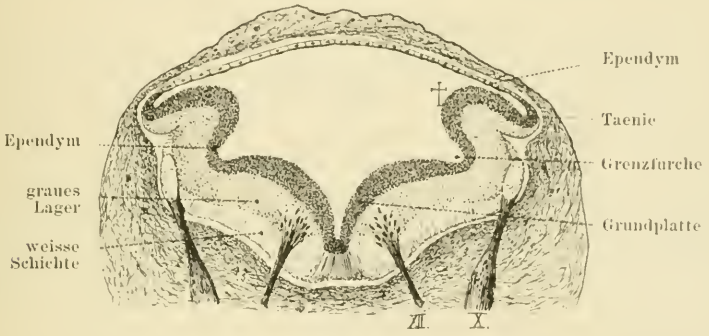


Fig. 334.

Querschnitt durch das Rautenhirn eines menschlichen Embryo von 10 mm Länge. 32 mal vergr. † Flügelplatte stark nach aussen gefaltet.

der Ramus pharyngeus des Erwachsenen hinzu. Der N. tympanicus ist wohl dem Ramus praetrematicus und pharyngeus der Selachier vergleichbar.

Der Vagus verlässt das Rautenhirn mit einer langen Reihe von Wurzelfasern, welche sich kranialwärts in die Ursprungslinie des Glossopharyngeus, kaudalwärts in diejenige des Accessorius unmittelbar fortsetzen. Vagus und Accessorius begeben sich durch das Gebiet des vierten Visceralbogens nach der Brust herab (Fig. 332). Der Vagus besitzt ein grosses Ganglion: ähnlich wie die Ganglien des Facialis und Glossopharyngeus tritt auch das Vagusganglion an die Oberfläche und legt sich der Epidermis unmittelbar an in Form eines Kiemenspaltenorganes. (Bei Rindsembryonen von 7,8 mm Länge). Aus dem distalen Ende des Ganglion geht der Vagus als geschlossener Nervenstamm hervor, er biegt medialwärts, gelangt bald in die Tiefe, wo er zwischen Luftröhre, Oesophagus, Aorta und Vena jugularis kaudalwärts zieht, um

[1]) τρῆμα, Loch.

zu dem Herzen, zur Leber, zum Magen, zum Plexus coeliacus u. s. w. zu gelangen. Alle diese Organe sind im embryonalen Zustand dicht oben am Kopf in nächster Nähe des Rautenhirns gelagert (Fig. 191, S. 331). Der Verlauf des Vagus bei dem Erwachsenen ist ein Zeugnis für den Wandel der Lage der obengenannten Organe, mit samt ihrem Nerven. Dem Vagus gesellen sich viele Bündel des Accessorius bei, der deshalb lediglich als die kaudalwärts gelegene Wurzelgruppe des Vagus erscheint (Fig. 332). Er heisst deshalb auch Vago-Accessorius.

Der Nervus laryngeus sup., der Nerv des 4. Kiemenbogens, ist wahrscheinlich einem Ramus posttrematicus der Selachier gleichzusetzen (Froriep). Das Ganglion nodosum legt sich nicht sofort an, sondern erscheint später; beide, sowohl das Ganglion jugulare als das nodosum enthalten bipolare Nervenzellen und sind aus ein und derselben Anlage hervorgegangen. — Der Vagus ist polymer, das heisst er besteht aus mehreren, vielleicht aus drei, homodynamen Portionen. Bei der Natter besteht das Ganglion nodosum während der Entwickelung aus drei verschiedenen Anschwellungen, welche der Reihe nach an der 3., 4. und 5. Kiemenspalte sich folgen. Der Vagus ist bei den Fischen der Nerv der Kiemenbogen. Wie viel von ihm bei den höheren Formen erhalten wurde, ist noch nicht festgestellt, es lässt sich nur soviel sagen, dass Wurzeln von ihm erhalten bleiben. Nicht alle Kiemenbogen, welche bei den niedern Formen vorhanden sind, bilden sich bei den höheren Tieren aus. Es ist eine Aufgabe der Forschung, die vollständige Reduktion aufzudecken, ferner das Erhaltene und das nur teilweise Verwendete herauszufinden. — Schon bei dem fünfwöchentlichen menschlichen Embryo giebt der Vagus der rechten Seite einen Herznerven ab, der dem Truncus arteriosus entlang läuft, um in dem Septum aorticum mit dem Sympathicus zu endigen. Der Nervus recurrens ist in der Anlage begriffen, bildet eine Schlinge an der Aorta (und Subclavia) und wächst mit einem kleinen terminalen Knötchen zum embryonalen Aditus laryngis hin. Der Herzast des rechten Vagus hat schon jetzt eine kurze Anastomose mit dem linken. Der Herzast des linken Vagus endigt mit einem Herzzweig des linken Recurrens zusammen, zwischen Aorta und Pulmonalis. Im Gebiet des Glossopharyngeus (IX), Vagus (X), Accessorius (XI), Hypoglossus (XII) ist die Ganglienleiste anfangs ungeteilt, später lassen sich mit Sicherheit drei und noch später vier Ganglien nachweisen. Die ventralen Wurzeln sind schwach ausgebildet, nur für das zweite bis vierte Ganglion bestimmt. Diese ventralen Wurzeln an dem Vagus werden als Teile des Accessorius angesehen (Froriep, His u. A.), eine Auffassung, die wohl berechtigt erscheint. — Die ganze Gruppe des IX., X., XI. und XII. Hirnnerven entspricht einer Anzahl von Visceralbogen-Nerven. Die Zuteilung der verschiedenen Wurzeln auf jeden dieser Nerven ist noch nicht gelungen, doch steht so viel fest, dass sich Vagus und Hypoglossus wie Rückenmarksnerven verhalten.

Der Accessorius kommt mit einer Reihe von Wurzeln vom Seitenhorn (Fig. 331). Er ist der einzige Hirnnerv, der auch bei dem Erwachsenen seine Herkunft erkennen lässt. Eine Serie von Wurzelfasern (5—7) geht zwischen den vorderen und hinteren Wurzeln vom oberen Ende des Rückenmarkes bis zum 3. Cervikalnerven von dem verlängerten Marke ab. Sie vereinigen sich und ziehen aufwärts in den Schädel, um mit dem Vagus auszutreten. Wie die naheliegende

Austrittsstelle des Hypoglossus, so stellt sich auch diejenige des Accessorius als ein erworbener Zustand dar. Er stimmt in seinem Ursprung hierin mit dem Vagus völlig überein und gesellt sich diesem in seinem Verlauf alsbald derart zu, dass er lediglich als die kaudalwärts liegende Gruppe des Vagus erscheint. Der Vago-Accessorius stellt einen grossen Nervenstamm dar, der an Umfang alle Nerven des embryonalen Körpers übertrifft. Die Bündel des Accessorius trennen sich zu einem ansehnlichen Teile wieder von dem Vagusstamm. In der Höhe der dritten Kiemenfurche zweigen sie ab. Die übrigen ziehen im Vagusstamm weiter.

Die Bedeutung des Accessorius für die Metamerie des Kopfes ist bestritten, er tritt nämlich erst in den höheren Abteilungen auf, und hat sich wohl aus dem Vagus gesondert; das Wie einer solchen Sonderung ist noch dunkel. Bei den Vögeln und bei den Reptilien rührt der Accessorius ebenfalls von einem Faserzug her, der sich dem Vagus anschliesst; es sind rudimentäre Ganglien daran entdeckt (Chiarugi).

Hypoglossus. Der Nerv entsteht wie ein echter Spinalnerv, d. h. er wird aus motorischen Wurzeln (ventral) und aus Ganglien mit sensibeln Wurzeln (dorsal) zusammengesetzt. Die dorsalen Wurzeln atrophieren, die ventralen treten zusammen und bilden den Stamm. In der Regel entwickelt sich bei den Säugetierembryonen nur eine dorsale Wurzel mit Spinalganglien, ausnahmsweise auch zwei. Früher hielt man den Hypoglossus für einen rein motorischen Nerven. Die Ergebnisse der Entwickelungsgeschichte stempeln ihn zu einem Komplex von Spinalnerven, dessen sensible Wurzeln reduziert sind.

Die Wurzeln des Hypoglossus werden auch kurz als segmental bezeichnet und der ganze Nerv oft als „segmentaler Spinalnerv“ aufgefasst. Diese letztere Bezeichnung soll ausdrücken, dass er ursprünglich, bei den untergegangenen Stammformen der Wirbeltiere dem Rumpf angehört habe, erst im Verlauf der Stammesentwickelung in das Gehirn eingeschlossen wurde und dadurch in den Schädel gelangte. An diesem Nerven wurden die einst vorhandenen sensibeln Wurzeln und Ganglien reduziert. Bei den Hundsaffen, den Beuteltieren und Monotremen ist die Reduktion hochgradig. Bei den Paarhufern (Schwein, Rind, Reh u. s. w.) ist die dorsale Hypoglossuswurzel konstant und kräftig entwickelt, wogegen bei der Ziege jede Spur fehlt, die Reduktion hat das Ganglion beseitigt. Bei den Raubtieren ist eine dorsale Hypoglossuswurzel regelmässig vorhanden, bei der Katze zwei (P. Martin). Bei dem Menschen gehört das Vorkommen einer dorsalen Hypoglossus-Wurzel zu den Seltenheiten. Dieser Befund stimmt mit demjenigen bei den Anthropoiden (Chimpanse und Orang); bei den Embryonen der Reptilien besteht der Hypoglossus aus vier ventralen Wurzeln (Lacerta, Tropidonotus), die Zahl kann auch bis fünf steigen. Bei Vögeln sind drei, bei Säugetieren (Kaninchen) vier Wurzeln gefunden (Chiarugi).

Der Hypoglossus wird mit Recht den Hirnnerven zugezählt. Ob er auch ein dorsales Ganglion besitzt, und ob auch die Austrittsstelle am Schädel keinen primitiven sondern einen erworbenen Zustand dar-

stellt, der Nerv ist bei den höheren Formen jetzt dennoch in den Schädel einbezogen. — Sein Verlauf nach vorne ist bedingt durch die Herkunft der Zungenmuskulatur (siehe Fig. 169 und Text S. 206).

Entstehung des Kopfes, Kephalogenesis.

In dem Aufbau des Kopfes sind, wie schon oft erwähnt wurde, Segmente beteiligt, welche mit den Segmenten des Rumpfes verwandt sind. Segment oder Metamere heisst jede Organgruppe, welche sich in der Längsachse der Tiere mehrfach wiederholt und anatomisch und funktionell eine Einheit darstellt. Die Reihenfolge solcher Segmente giebt jedem Tierkörper ein bestimmtes Gepräge, wie den Arthropoden und den Anneliden. Es machen sich Einschnitte bemerkbar, welche die Gliederung oder die Metamerie, so heisst die Erscheinung im ganzen, schon von aussen hervortreten lassen. Oft ist sie aber nur im Inneren vorhanden, wie bei den höheren Tieren, doch gleichviel, für das Wesen der Erscheinung ist erforderlich, dass die Muskeln, die Ganglien, die Gefässe, die Nierenkanälchen, die Borstenbüschel, die Scheidewände der Leibeshöhle sich zu einer Organgruppe vereinigt, wiederholen. So ist es bei den Würmern, die stets in den Vordergrund gestellt werden, wenn es sich um ein grundlegendes Beispiel handelt. Bei dem Regenwurm sind die einzelnen Segmente so gleichförmig gebaut, dass sie im Falle der Trennung für einander vikariieren können. Der Ausfall mehrerer Segmente zerstört den Organismus deshalb keineswegs, wie die Verstümmelungen dies längst gelehrt haben. Manche Lumbricinen leben nach dem Durchschneiden weiter und ergänzen das fehlende. Ja sogar Teile derselben leben fort und ergänzen den abgeschnittenen Kopf und das Hinterende. Diese alten Versuche sind in der neuesten Zeit wiederholt worden und die günstigen Bedingungen, unter denen sie angestellt wurden, haben eine Regenerationsfähigkeit nachgewiesen, welche die Vollkommenheit der physiologische Rolle der einzelnen Segmente darthut. Von Wert ist dabei besonders die Gleich-
Homonomie. artigkeit derselben, welche als Homonomie bezeichnet wird. Segmentierung kommt auch bei den Wirbeltieren vor und selbst bei dem Menschen, aber die einzelnen Segmente besitzen hier nicht mehr jenen hohen Grad der Gleichartigkeit, wie das Beispiel der Würmer aufweist. Wenn bei niederen Wirbeltieren ähnliche Eingriffe gewagt werden, so tritt entweder sofort der Tod ein oder die Stücke leben nur kurze Zeit, wie die abgetrennten Teile von Fröschen und Schlangen oder Eidechsen ergeben. Nicht jedes Segment ist bei diesen Tieren so vollkommen gebaut, wie bei den Anneliden, für manche Organe ist eine Centralisation eingetreten, und die dadurch erreichte höhere Organisation hat die frühere Bedeutung einzelner Segmente eingeschränkt, jene anderer dagegen erhöht. Die Segmente im Bereich der Brust und

Beckengegend sind zum Zweck der Lokomotion vergrössert, benachbarte sind im Vergleich damit in der Entwickelung zurückgeblieben. Im Bereich der Sakralgegend sind sie auffallend reduziert, im Bereich des Kopfes sind jene des Nervensystems vergrössert und sehr stark abgeändert. Diese Ungleichartigkeit der Segmente bei den höheren Tieren wird als Heteronomie bezeichnet. Sie ist bei dem Menschen in hohem Grade entwickelt und gerade im Bereich des Kopfes sind die Veränderungen so bedeutend, dass die Forschungen der letzten 25 Jahre nur wenige Beweise für die Feststellung seiner Metamerie geliefert haben. Betrachten wir nach dieser Vorbemerkung die Segmentierung des Menschen, wobei der Embryo und der Erwachsene erwähnt werden sollen, um gleichzeitig die Veränderungen wenigstens anzudeuten, welche die Entwickelung hervorbringt, so ergiebt sich folgendes: Heteronomie.

Bei dem Menschenembryo entwickeln sich 37—38 Segmente, von denen die Rumpfsegmente auch äusserlich bemerkbar sind; die Urwirbel rufen wenigstens im Bereich der Stammzone eine Segmentierung hervor, die an vielen Totalfiguren (z. B. den Figg. 133, 137, 139 u. a.) ausgeprägt ist. Aus den Urwirbeln gehen die Myotome und die Sklerotome des Embryo hervor, und aus diesen die segmentierten Muskeln und die Rumpfwirbel. Die letzteren sind als feste Teile der Metameren auch bei dem Erwachsenen anerkannt.

Bei den Versuchen, die Entstehung des Kopfes aufzuklären, bildeten die Wirbel den Ausgangspunkt. Zuerst wurde die Ähnlichkeit der Zusammensetzung des Schädels mit jener der Wirbelsäule in den Vordergrund gestellt unter dem Namen der Wirbeltheorie des Schädels. In dem Abschnitt über die Entwickelung des Skelettsystems wurde die Theorie der Craniogenesis von Goethe und Oken erwähnt, sowie der in den letzten 25 Jahren gewonnene Standpunkt der Anschauungen dargelegt. Die Wirbeltheorie ist verlassen worden und an ihre Stelle ist seit den Arbeiten Huxleys und Gegenbaurs die Segmenttheorie getreten. Die einzelnen Abteilungen des Hirnschädels sind bei dem Menschen so eigenartig entwickelt, dass sie von Wirbeln in hohem Grade abweichen. Überdies fehlt dem Knorpelcranium eine Gliederung, wie sie im Bereich der Wirbelsäule hervortritt. Nur in dem frühesten embryonalen Zustande machen sich Zeichen bemerkbar, welche eine Metamerie auch des Schädels beweisen.

Die Rumpfmuskulatur des Menschen zeigt an manchen Stellen noch die Spuren der embryonalen Segmentierung namentlich im Bereich des Rückens. Die dorsalen Stammesmuskeln (Spino-dorsale Muskeln) sind längst durch die metamere oder segmentale Anordnung aufgefallen. In dem Kapitel über die Entwickelung des Muskelsystems ist auch die übrige Muskulatur von diesem Gesichtspunkt aus beurteilt worden (siehe Seite 288 u. ff.).

Im Bereich des Gefässsystems haben sich mehrere Zeichen der Segmentierung nachweisen lassen. Bei dem Embryo sind es die Aortenbogen, die Arteriae intercostales, soweit das Arteriensystem in Betracht kommt, dann einzelne Abschnitte des Venensystems von denen nur die Venae cardinales genannt werden sollen, um an manche auffallende Regelmässigkeit zu erinnern. Die segmentale Anordnung der Spinalnerven hat bei vielen Gelegenheiten, namentlich bei der Betrachtung des Muskelsystems Erwähnung gefunden und bei der Entwickelungsgeschichte des exkretorischen Apparates ist gezeigt worden, dass selbst die Urniere des Menschen noch manche Zeichen jener grossen Regel bewahrt hat, welche sich in der Gliederung des Wirbeltierkörpers ausprägt.

Aus dem Gesagten ergiebt sich somit, dass die Metamerie sich an dem Rumpf der Wirbeltiere und des Menschen noch in folgenden Organen erhalten hat: in der Wirbelsäule, in den Muskeln, in dem Gefässsystem sowohl dem arteriellen als venösen; in dem exkretorischen System und an den Spinalnerven, an welchen die spinalen Ganglien, die motorischen und die sensibeln Nervenwurzeln und ihr Verlauf, ja sogar der innere Bau des Rückenmarkes, sowohl bei dem Embryo wie bei dem Erwachsenen, die Zeichen deutlicher Segmentierung an sich tragen. Trotz aller Ungleichartigkeit des Verhaltens dieser Segmente in der Längsachse ist doch ihre Existenz unbestreitbar und ihre Zahl auf mindestens 35 festgestellt.

Ist es so erwiesen, dass der Rumpf aus, allerdings heteronomen aber doch unzweifelhaften Segmenten aufgebaut ist, so ist es an sich schon ein logischer Schluss, dass der Kopf durch ähnliche Segmente aufgebaut worden sei. Über die Beschaffenheit und Zahl derselben ist schon manches mitgeteilt worden, wobei sich vor allem gezeigt hat, dass die Heteronomie, die Ungleichartigkeit, viel grösser ist als an dem Rumpf. In dem chordalen Teil des Kopfes sind bei einigen Amnioten fünf Myotome nachgewiesen. Das erste ist rudimentär, ohne Spinalganglion, die folgenden vier besser ausgebildet, also verschieden von dem ersten (Fig. 169, S. 296). In dem prächordalen Teil des Kopfes befinden sich die als Kopfhöhlen bezeichneten Gebilde (siehe S. 140 und 293). Bei den Amnioten gleicht keine dieser Kopfhöhlen der andern (Fig. 166), diejenigen der Kiemenbogen liegen in der Parietalzone (auch Seitenplatten genannt), treten also in dem Bereich des unsegmentierten Mesoderm auf und hängen mit einem Abschnitt des Cölom, der Perikardialhöhle, zusammen. Die Zahl der Myotome und der Kopfhöhlen ist sichergestellt.

Myotome Kopfhöhlen.

Die Nerven im Gebiete des Kopfes zeigen durch die Art ihres Ursprunges entschieden segmentale Anordnung insofern als mehrere ventral, in Form von motorischen Wurzeln, andere, die gemischt sind

aus sensibeln und motorischen Fasern, an der Seite und zwar an einer Säule grauer Substanz entspringen, welche dem Seitenhorn des Rückenmarkes homodynam ist. Was dabei die Forschung in allen Klassen der Wirbeltiere so sehr erschwert, ist der Umstand, dass die einzelnen Nerven sowohl bezüglich der morphologischen wie der physiologischen Eigenschaften voneinander in hohem Grade abweichen.

Einige der Resultate, zu denen die Beobachtung auf diesem schwierigen Gebiet gelangt ist, sind oben bei der Entwickelungsgeschichte der Hirnnerven des Menschen angeführt worden. Die Kopfnerven können nach dem Vorgang Gegenbaurs in zwei grosse Abteilungen gebracht werden, wobei der Olfactorius und Opticus mit Recht als Gebilde eigener Art von der Betrachtung ausgeschlossen sind. Die übrigen werden als metamere Nerven aufgefasst und in eine Trigeminus- und eine Vagusgruppe geschieden, wie folgt:

Oculomotorius Trochlearis Trigeminus Abducens Facialis Acusticus	Trigeminus-Gruppe	Glossopharyngeus Vagus Accessorius Hypoglossus	Vagus-Gruppe.

Beide Gruppen haben ihre Ursprungsstellen am primitiven Hinterhirn, grösstenteils am Boden der Rautengrube und in deren Fortsetzung zur Sylvischen Wasserleitung. Das Übergreifen der Ursprungsstellen auf das Rückenmark, wie dies bei einzelnen Nerven namentlich der zweiten Gruppe vorkommt, bildet keine fundamentale Verschiedenheit. Ursprünglich sind alle in metamerer Anordnung dem Kopfdarm und seinen Kiemenbogen zugeteilt. Die Muskeln der Sinnesorgane und des Kopfdarms erhalten die motorischen — die äussere Haut, sowie die Schleimhaut die sensibeln Nerven. Wie die Nerven im einzelnen in Bezug auf Metamerie aufzufassen sind, wurde oben angedeutet, soweit dies der heutige Stand unserer Kenntnisse gestattet. Ziemlich klar liegen die Verhältnisse bei dem Hypoglossus, seit dessen Myotome bekannt geworden sind. Sein Verlauf zeigt deutlich den Weg, welchen die Derivate der ihm zugehörigen Myotome zurücklegten, einerseits nach vorn zur Zunge, andererseits der vorderen Fläche des Halses entlang nach abwärts. — Angesichts des Nervus hypoglossus lässt sich auch die Frage erörtern, wie denn der Nerv und die Myotome in dieses Gebiet gelangt seien. Nach der einen Auffassung handelte es sich um eine Assimilation: frühere Rumpfsegmente seien, so vermutet man, in Kopfsegmente umgewandelt worden. Es hätte also eine Art Annexion stattgefunden, wodurch der Rumpf notwendig um so viel verkürzt wurde, als Segmente von ihm entlehnt wurden. Die andere Vorstellung setzt voraus, dass keine Annexion stattgefunden, sondern dass der gesamte vordere Körperabschnitt einer wohl mit dem Amphioxus übereinstimmenden Urform eben in jenen

Assimilation.

Umformung. Abschnitt umgewandelt wurde, den wir jetzt als Kopf bezeichnen. Jener vordere Körperabschnitt mit Kopfdarmhöhle und mit zahlreichen Kiemen enthielt alles, was zum Aufbau von Aug und Ohr, von Ober- und Unterkiefer, von Muskeln und Nerven notwendig war. Man muss zugeben, dass diese eben angeführten Anschauungen sehr verschieden sind. Für beide sind manche Gründe beigebracht; die letzterwähnte Hypothese ist insofern besonderer Beachtung wert, weil die Verhältnisse bei Amphioxus dafür thatsächliche Unterlagen bieten. Darf der Amphioxus auch nicht als eine direkt zu den Cranioten überleitende Stammform der Vertebraten gelten, so giebt seine Organisation doch bezüglich der Kephalogenese wichtige Aufschlüsse, wenn der gesamte Abschnitt des Körpers, welcher die Kopfdarmhöhle mit den Kiemen enthält, als Kopf betrachtet wird. Dann liegt hier der einfachste, gleichmässig aus vielen Metameren zusammengesetzte Zustand des Kopfes vor. Bei der Umformung wären in dem Hinterkopf die einzelnen Bausteine weniger durcheinandergeworfen worden, denn die frühere Zusammensetzung ist noch deutlich zu erkennen, während im vorderen Abschnitt des Kopfes die Umwandlung der Metameren am weitesten gediehen ist. Während so die Myotome, die Kopfhöhlen, die Teile des Kopfdarms in Form der Kiemenbogen und das daraus hervorgegangene Visceralskelett, endlich die Nerven noch sichere Hinweise enthalten, welche die Metamerie des Kopfes begründen, giebt es an dem Gehirn, selbst mit Ausnahme der schon an dem erwähnten Hinterhirn keine Zeichen, welche für eine Metamerie sich heute verwerten lassen. So ist diese Lehre ausschliesslich auf die obigen Merkmale angewiesen, welche aber zahlreich genug sind, um die Thatsache der Metamerie des Kopfes an sich zu begründen, wenn auch die einzelnen Vorgänge noch der endgültigen Aufklärung harren.

Litteratur über die Kephalogenesis. Neben den Seite 267 citierten Arbeiten von Huxley, Gegenbaur, Parker u. A. kommen hier jene in Betracht, welche das Nervensystem betreffen: Ahlborn, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40. 1884. — Milnes Marshal, Journ. of Anat. Vol. 11. 1877. Vol. 16. 1882 und Quart. Journ. of micr. Sc. 1878 und 1881. — Froriep, l. s. c. — His, l. s. c. — Chiarugi, G., Atti Soc. Tosc. Sc. Nat. Vol. 10. 1889. — Martin, P., Österr. Monatsschrift für Tierheilkunde 1890. — v. Kupffer, l. s. c., ferner sei auf die Arbeiten verwiesen, welche in dem Abschnitt Muskelsystem über Kopfhöhlen und Kopfmyotome erwähnt sind.

l) Rumpfnerven.

Die Entwickelung der Rumpfnerven folgt der allgemeinen Regel, welche die Entwickelung des Embryo beherrscht. Die vorderen werden früher angelegt als die hintern, der Plexus brachialis früher deutlich als der Plexus lumbosacralis. Das allgemeine Verhalten jedes einzelnen Nervensegmentes, Neurotomes, wurde schon geschildert und durch die Fig. 328 erläutert. Die gemischten Nerven treten in die dorsale und ventrale Abteilung des Seitenrumpfmuskels als Trunci dorsales und ventrales), welche ihre Verbreitungsgebiete jedoch nicht in der strengen

Weise festhalten, wie dies in dem Schema angegeben ist. Für die Rami ventrales kommt vor allem der Umstand in Betracht, dass nur Wenige diese einfache Verlaufsweise beibehalten. Die Cervikalnerven bilden einen Plexus, der schon bei dem menschlichen Embryo von 5 Wochen vorhanden ist. Es kommt aber hinzu, dass jenseits dieses Wurzelplexus auch die peripheren Stämme durch Anastomosen miteinander zusammenhängen und periphere Plexus bilden. Das ist im Bereich sowohl sensibler als motorischer Äste der Fall (Nervi subcutanei medii und inferiores; Ansa hypoglossi). Bei den thorakalen Nerven bestehen nur periphere Plexus. Von den 7.—11 thorakalen Nerven, welche bis zu dem Rectus vordringen und deshalb auch Rectusnerven heissen können, entfaltet sich zwischen den Bauchmuskeln ein weitausgedehntes Geflecht aus kontinuierlich aneinander geschlossenen Schlingen. In dasselbe entsenden die einzelnen Rectusnerven Äste, welche sich wieder und wieder zerteilen und so ein Netz darstellen. Plexus.

Bei den Anthropoiden ist die Bildung von Schlingen auf den 14. und 13. thoraco-lumbalen Nerven beschränkt. Bei dem Menschen hat sie dagegen eine ganz bedeutende Ausdehnung erfahren. Für die richtige Deutung dieser Erscheinung ist zu beachten, dass die proximalen Rectusnerven bei dem Menschen keine Schlingenbildung aufweisen. Die Grenze zwischen demjenigen Gebiet der Rectusnerven, welche Schlingen bilden und jenem, welche keine bilden, ist Schwankungen unterworfen; es können zwei bis vier Rectusnerven, z. B. der 7. und 8., oder der 5.—7., oder 6.—9. thorakale Spinalnerv keine Andeutung zeigen. Proximal verlaufen in den ebengenannten Nervenstämmen die Nerven also nach dem Schema in Figur 328; distal wird der Verlauf komplizirt und sie schreiten zur Plexusbildung fort.

Der Hauptfaktor für die Entstehung solcher Plexus liegt offenbar in der Verschiebung einzelner Teile der Muskelsegmente, welche den Rectus zusammensetzen. Die dislocierten Muskelbündel nehmen ihre Nerven mit sich. Auf solche Weise wird erst Teilung zustande gebracht und schliesslich eine Berührung der geteilten Nerven, die sich als Schlinge zu erkennen giebt. Im Bereich der Extremitäten, an denen die Muskeln aus mehreren Metameren sich begegnen, ist diese Schlingenbildung am stärksten ausgeprägt. Die Anastomosen- wie die Plexusbildung der Nerven sind nach alledem der Ausdruck von Lageveränderungen, welche die bezüglichen Muskeln betroffen haben. Bei der Teilung der einzelnen Myotome durch Schichtung oder Längstrennung mit darauffolgender Verwachsung von Derivaten benachbarter Myotome empfängt dadurch ein Muskel oft zwei bis drei Nerven von verschiedenen Stämmen: diplo-, triplo-, polineure Muskeln. Ein Muskel eignet sich auf diese Weise nicht nur Nerven aus einem benachbarten Gebiet an, sondern auch die dazu gehörigen Muskelbündel, er annexiert also Teile eines benachbarten Myotomes und Neurotomes. Aus all dem geht hervor, dass namentlich die Rami anteriores nicht alle nach dem oben angegebenen Schema verlaufen. Nur eine kleine Zahl am Rumpf, von dem 3.—6., bisweilen bis zu dem 7.—8. Segmente folgt dieser strengen Regel, sonst wird, sowohl in den Wurzel- als in den peripheren Plexus durch die Anastomosen der Verlauf abgeändert. Die Beweise hierfür liegen in den Ergebnissen über die Anatomie und die vergleichende Anatomie der Rumpfnerven. Der Einfluss der Anastomosen im Sinne

einer Abänderung des Verlaufes erstreckt sich auch auf die sensibeln Nerven. Zahlreiche Varianten sind in den letzten Jahren zu den schon früher beobachteten bekannt geworden, namentlich im Bereich von Hand und Fuss, in welchen Stammplexus in verschiedener Ausdehnung vorkommen. In welchen Fällen stammesgeschichtliche Beziehungen von Einfluss für ihre Entstehung sind, ist noch nicht festgestellt.

Für das Verständnis der Entstehung der Wurzelplexus in dem Bereich des Plexus brachialis und des Plexus lumbosacralis verdienen die an der Peripherie liegenden Plexus vor allem Beachtung. Die Befunde bei dem Menschen, verglichen mit denen niederer Primaten drängen zur Ansicht, dass die ersten Phasen in distalen Distrikten liegen, von denen aus der Prozess in proximaler Richtung sich fortpflanzt (Ruge). Die Wurzelplexus sind die älteste Etappe der Plexusbildung, die peripheren Plexus die jüngere.

Nervus collector.

Anastomosen der Rumpfnerven untereinander finden sich auch bei den Selachiern. Es stehen in den unpaaren Flossen (hier ist von den dorsalen die Rede), der motorische und der sensible Nerv an irgend einem Punkte ihres Verlaufes in Verbindung, so dass ein Austausch der Fasern stattfinden kann. Aber nicht nur diese sind in Verbindung, sondern auch die Nerven benachbarter Segmente besitzen Anastomosen. Dazu kommen die Nervi collectores, wie sie auch von Rochen beschrieben sind. Jeder Nervus collector verbindet viele Nervenzweige miteinander. In der Flosse selbst finden sich zwischen den Nerven reiche Plexusbildungen, namentlich dann, wenn in ihr viele Segmente auf einen kleinen Raum konzentriert sind, z. B. bei der vorderen Rückenflosse von Acanthias[1]). Besonders der letztere Umstand ist für die Erklärung der Plexusbildung an den Extremitäten höherer Formen von Bedeutung, weil auch hier viele Segmente auf einen kurzen Abschnit konzentriert sind. Die Derivate der einzelnen Myotome nähern sich, stellen zusammengesetzte Muskeln her, und damit ist die Grundbedingung für Anastomosen- und Plexusbildung gegeben.

Jedem Urwirbel entspricht ein Nervensegment. Beide schreiten in ihrem Wachstum gleichzeitig fort. Schon bei dem Embryo von 5 Wochen ist die Verbindung eines Nervenstammes mit dem Myotom nachzuweisen. Alle Muskeln, welche aus diesem Myotom hervorgehen, werden von dem Nerven des entsprechenden Neurotoms versorgt. Wohin der Muskel auch wandert, er nimmt seine Nerven und Nervenzweige mit sich. So wird der Nerv ein bedeutungsvoller Führer, um den Weg aufzudecken, den eine Muskelanlage von ihrem Myotom aus genommen hat. Die Entwickelungsgeschichte der Muskeln lehrt, dass sie oft aus Teilen benachbarter Myotome zusammengesetzt sind. Die Nervenzweige sind auch hier für die Aufklärung die einzigen zuverlässigen Führer.

Plexus cervicalis superior. Bei menschlichen Embryonen von 10,2 mm ist der Nervus occipitalis minor vom 1. und 2., der Nervus auricularis magnus und cervicalis superficialis vom 2. und 3. Cervikalnerven, sind ferner die Nervi supraclaviculares und der Nervus phrenicus erkennbar. Der letztere läuft dem primitiven Pericardium entlang. Anastomosen verbinden alle Cervikalnerven durch je einen Verbindungsast und über-

[1]) Mayer, P., Mitteil. der zool. Station zu Neapel. Bd. 6. 1886.

dies mit dem 5. der zum Plexus brachialis tritt. Damit ist schon auf so früher Stufe dieser Plexus mit dem höher am Hals liegenden in Verbindung gesetzt (Fig. 335).

Plexus brachialis (Fig. 335). Der menschliche Embryo von 6—9 mm besitzt die fünf Nervensegmente: das 5., 6., 7., 8. Hals- und das 1. thorakale Nervenpaar, welche durch breite Anastomosen mit-

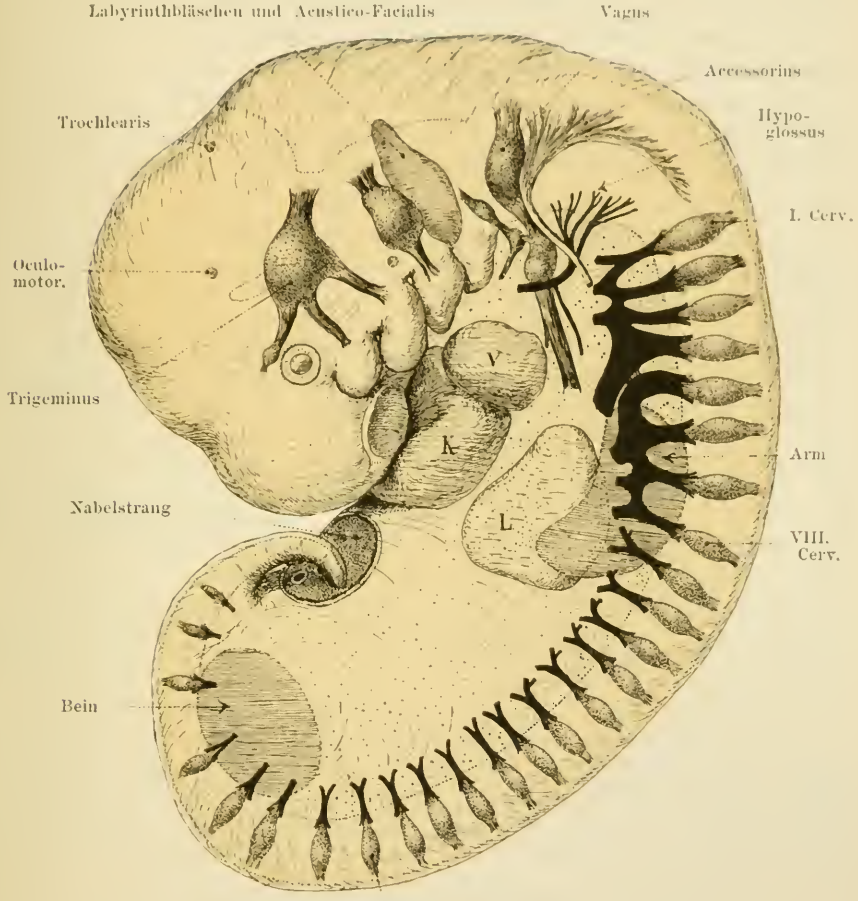


Fig. 335.

Die Wurzeln des peripheren Nervensystems. Menschlicher Embryo von 6 mm Scheitelsteisslänge, 26 Tage alt. Nach Mall.

einander und mit dem 4. Cervikalnerven verbunden sind. Die Stämme besitzen dabei eine leicht konvergente Richtung. Bei einem Embryo von 10,2 mm ist sie noch beträchtlicher; der 2. und 3. thorakale Nerv entsenden überdies kleine Zweige, die sich nach der Extremitätenanlage hinwenden, nämlich die Nervi intercosto-humerales der systematischen Anatomie, welche selbständig oder in Verbindung mit dem Nervus

cutaneus brachii internus minor sich zu der Achselhöhle und der medialen Seite des Armes begeben.

Die zwölf Thorakalnerven zeigen die segmentale Anordnung besonders scharf. Auf den Thorax beschränkt, ziehen ihre Rami ventrales (anteriores) den Interkostalräumen entlang, nachdem vorher die Rami dorsales (posteriores) abgegeben. Die Rami anteriores werden wegen ihres Verlaufes zwischen den Rippen auch Nervi intercostales genannt. Der 1. Thorakalnerv geht zum grössten Teil schon bei dem menschlichen Embryo von 6,9 mm in den Plexus brachialis über, dessen Stämme anfangs medial von dem Myotom, später, wenn die Schichtung der Interkostalmuskeln vollendet ist, zwischen den beiden Schichten hinziehen. Plexusbildung kommt an den Thorakalnerven, bei dem Neugebornen, in der Peripherie der Rectusnerven vor (Ruge). Wurzelplexus in Form einer einfachen Anastomose (Ansa) treten zwischen den ersten beiden thorakalen Nerven auf; der Zwölfte ist überdies mit dem 1. Nervus lumbalis verbunden.

Der Plexus lumbo-sacralis sendet die Hauptmasse seiner Äste zu der unteren Extremität. Bei dem menschlichen Embryo von 6,9 mm konvergieren schon die Nervensegmente gegen die Anlage hin, bei dem Embryo von 10,2 mm Länge ist dies noch im höheren Grade der Fall. Ehe die konvergierenden Stämme die Anlage des Beines erreichen, geht der hintere Ast für die dorsale Stammesmuskulatur ab (Fig. 335). Die fünf lumbalen Neurotome nehmen bei diesen Embryonen schon an Stärke progressiv zu und die sakralen umgekehrt progressiv an Stärke ab. Der Plexus lumbo-sacralis ist weder von der thorakalen noch von den kaudalen Nervensegmenten völlig isoliert: der letzte Thorakalnerv sendet einen Zweig zu dem ersten Nervus lumbalis, und der letzte Nervus sacralis einen solchen zu dem ersten Nervus coccygeus.

Peripheres Nervensystem von einem menschlichen Embryo von 6,9 mm und 10,2 mm Nackensteisslänge bei His, Abhandl. d. Sächs. Gesellsch. f. Wiss. 1888, überdies Anatomie menschlicher Embryonen 1 c. 3. Abteil. und Atlas. — Mall, F., Journ. of Morphol. Boston 1891 (menschlicher Embryo von 7 mm Nackensteisslänge und 26 Tage alt). — Über die Beziehungen der Nervensegmente zu den Myotomen siehe ferner die bei dem Muskelsystem aufgeführte Litteratur.

m) Sympathisches Nervensystem (Sympathicus).

Das sympathische Nervensystem stammt von dem cerebrospinalen, also mittelbar von dem Ektoderm, denn die spinalen Ganglien und die spinalen peripheren Stämme liefern seine Elemente. Von dem gemischten Nervenstamm der Rumpfnerven und zwar von dem Truncus anterior (ventralis) geht je ein Zweig ab, der medianwärts in der Richtung nach der Chorda hinzieht. Er heisst Ramus visceralis. So schildert ihn die Anatomie mit dem Hinweis, dass in seinem Verlauf das sympathische Ganglion eingeschaltet ist, von dem aus die peripheren Äste nach den Gefässen und den Eingeweiden abgehen. Bei der Anlage des Sympathicus

ist aber die Herstellung des sympathischen Ganglion der erste Akt. Dicht an dem Ganglion spinale sitzt der Zellenhaufen, aus dem das sympathische Ganglion hervorgeht. Es ruht anfangs mit breiter Fläche auf dem spinalen, kugelartigen Untergrund (Fig. 336); durch Wachstum des Embryo entfernt es sich, bleibt anfangs noch durch einen breiten Ast verbunden, der später dünner erscheint: durch den Ramus visceralis. Bei seiner Entstehung dringen in ihn offenbar auch motorische Nervenfasern von der in der Nähe befindlichen motorischen Wurzel ein, wie aus vergleichenden anatomischen Thatsachen und aus den Erfahrungen der Physiologie hervorgeht, aber der Nachweis während des Entstehens ist noch nicht beigebracht. Der Ramus visceralis stellt den Zusammenhang des sympathischen Systems mit dem cerebro-spinalen her, er wird so zu einer bedeutungsvollen Bahn, in deren richtiger Wertschätzung ein Kardinalpunkt für das Verständnis des Grenzstranges liegt. Ramus visceralis.

Der Ramus visceralis ist bei menschlichen Embryonen von 7 mm erkennbar, worauf bald im Verlauf dieses Nerven auch Nervenzellen und Anhäufungen derselben auftreten. In dem einfachsten Befunde, wie er bei Petromyzon besteht, dem ein sympathisches Nervensystem fehlt, verzweigt sich jeder Ramus visceralis der Spinalnerven an eine Darmstrecke und bildet dabei geflechtartige Verbindungen mit den benachbarten Rami viscerales (Julin).

Die sympathischen Ganglien gliedern sich von den spinalen in der Weise ab, dass von dem ventralen kolbigen Ende ein Zellenhäufchen sich loslöst. Durch Mitose vermehren sich diese Zellen zu einer rundlichen Masse. Im Rumpfgebiet liegen sie nicht nur wegen der Kleinheit des Embryo, sondern auch wegen der radförmigen Krümmung seines Körpers so dicht, dass die benachbarten Ganglien sich berühren. An der Berührungsstelle entsteht dann eine komplette Verwachsung durch Nervenfortsätze und auf solche Weise eine Kette, die Ganglienkette der systematischen Anatomie, die paarig durch den Rumpf zu beiden Seiten der Wirbelsäule herabläuft. Durch die Entfernung der einzelnen Ganglien von einander bei der Verlängerung des Körpers zieht sich die frühere Verwachsungsstelle zwischen den benachbarten Ganglien in die Länge. Es entstehen verbindende Nervenstränge, welche als Rami interganglionares bekannt sind. Von jedem Ganglion geht ein oberer und ein unterer Verbindungsast ab. Sie sind anfangs dick. Aus den Ganglien des Sympathicus wächst überdies ein peripher ziehender Zweig hervor, der bald in mehrere auseinandergeht; sie treten als periphere Äste zu den Gefässen und den Eingeweiden. Die Ganglien erscheinen nicht gleichzeitig in der ganzen Länge des Rumpfes, denn die Entwickelung schreitet von vorn nach hinten fort. An der Herstellung der Kette beteiligen sich alle Spinalganglien des Rumpfes und vom Kopf her die Ganglien des Vagus (vielleicht auch des Glossopharyngeus). Ganglienkette.

Die erste Anlage der sympathischen Ganglien ist bei den höheren Tieren in der oben mitgeteilten Weise zwar aufgefunden, aber die überzeugenden Beweise hat auch hier die Untersuchung der Selachier geliefert. Im Vorderrumpf zeigen die Spinalganglien am ventralen, schmächtigen Ende eine dreiseitige Verdickung. Sie tritt segmental auf, also auch an den folgenden Spinalganglien. Die Zellen, gross, rundlich (64—96 μ), sind dicht aneinander gereiht. Mitosen sind in der Verdickung sehr zahlreich (15 mm lange Scyllium-embryonen). Diese Verdickung schnürt sich nur teilweise ab, es bleibt eine

Verbindung mit dem Spinalganglion durch einen feinfaserigen Stamm bestehen (Embryonen derselben Species von 18 mm). Allmählich wird dieses neugebildete Ganglion schärfer umschrieben, Nervenfaserbündel treten hervor, die sich peripher ausbreiten und nach der Wurzel des Urmesenteriums hingerichtet sind, das mit allen Organen des Cölom in Verbindung steht (Scylliumembryonen von 20—25 mm Länge, Onodi).

Schenk hat zuerst darauf hingewiesen, dass das äussere Keimblatt auch dem Sympathicus den Ursprung gebe, Balfour wies die Berechtigung dieser Auffassung nach. Die mikroskopische Untersuchung zeigt die Zellen der sympathischen Ganglien schon in frühen Entwickelungsstufen mit einem Fortsatz versehen, der meist peripher gerichtet ist. Bald kommen daneben auch solche vor, welche einen centralen und einen peripheren Fortsatz besitzen. Aus der Untersuchung der reifen Gebilde ist bekannt, dass sie in einem beträchtlichen

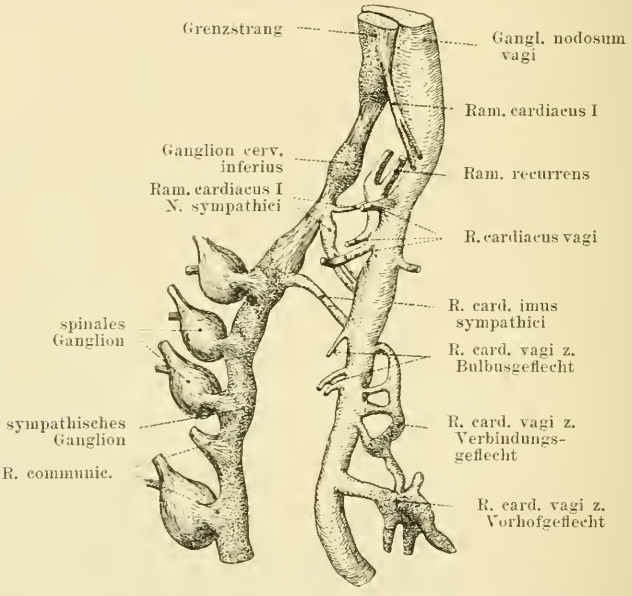


Fig. 336.

Sympathicus und Vagus. Menschlicher Embryo von 19 mm Scheitelsteisslänge. Ansicht von rechts. Teilweise nach His d. J.

Grade von den Zellen der Spinalganglien abweichen. Diese sind bipolar, die Zellen der sympathischen Ganglien multipolar und besitzen einen Nervenfaserfortsatz, während die anderen Fortsätze Ramifikationen bilden, ähnlich wie die Dendriten der Rückenmarkszellen. Die Dendriten der sympathischen Neurone endigen intercellular, also zwischen den benachbarten Zellen.

Sympathicus am Kopf.

Aus dem Ganglion nervi trigemini (Gasser) entstehen drei verschiedene Ganglien, welche bald ihre erste Bildungsstätte verlassen und an die drei bekannten Stellen rücken, nämlich das Ganglion ciliare, das Ganglion sphenopalatinum und das Ganglion oticum. Durch den

Nachweis multipolarer Zellen mit Hülfe der Metall-Imprägnation ist ihre sympathische Natur nachgewiesen.

Das Ganglion ciliare erscheint im Beginn der 6. Woche; in der 8. Woche ist es an seine bekannte Stelle, an den Ramus ophthalmicus hingerückt. Um die 6. Woche treten auch die übrigen Ganglien auf. Das Ganglion sphenopalatinum und das Ganglion oticum liegen anfangs dicht aneinander. Mit dem Beginn der 6. Woche ist auch das Ganglion submaxillare nachweisbar.

Die Trennung dieser Ganglienhaufen von dem sensibeln Ganglion Gasseri ist ein neuer Beweis für den Ursprung sympathischer Nervenzellen in dem oben gegebenen Sinne. Eine lange Reihe vergleichender Untersuchungen dient als fernere Grundlage, von den Selachiern angefangen bis hinauf zu den Säugern. Manche Meinungsverschiedenheiten sind auf Varianten im Verlaufe des Auftretens zurückzuführen.

Siehe Dixon, Transact. Roy. Dublin Society. Vol. 6. 1896.

Halsteil des Sympathicus.

Die sympathischen Ganglien des Halses rühren von den Ganglien des Nervus vagus her (von dem Ganglion nodosum), das viele junge Nervenzellen enthält. Ein Teil desselben trennt sich allmählich und bildet das Ganglion cervicale supremum des Sympathicus. Diese Anlage wird vervollständigt durch andere sympathische Zellen, um dann entweder nur ein unteres sympathisches Halsganglion herstellen, oder zwei, so dass dann ein oberes, mittleres und unteres unterschieden werden, sobald im Anfang der fünften Woche der Grenzstrang angelegt ist.

Bei menschlichen Embryonen von 10,2 mm Länge laufen Vagus und Sympathicus leicht gekrümmt im retrokardialen Mesoderm nach abwärts und geben Nerven zu dem Herzen ab. Von dem Halssympathicus kommen drei Zweige. In der 7. Woche (19 mm Länge) ist die Zahl der Nerven noch grösser. Ein ansehnlicher Ast des Ganglion cervicale supremum geht zum Bulbusgeflecht zwischen Truncus aortae und Pulmonalis (Fig. 336), das Ganglion cervicale infimum entsendet zwei starke Äste zu dem Bulbus- und zu dem Verbindungsgeflecht. Das Ganglion thoracale primum sendet einen Ast zum Vorhofsgeflecht. In Verbindung mit den Ästen des Vagus entstehen jene drei oben erwähnten Geflechte (Fig. 337):

1. ein Bulbusgeflecht, das dem Truncus arteriosus entlang zu dem Bulbus aortae sich erstreckt. Es ist am frühesten entwickelt, und überzieht nach der Entstehung der Art. pulmonalis die einander sich berührenden Flächen sowohl dieses Gefässes als der Aorta. Es dringt hinab bis zu den Semilunar- Herz.
klappen, von wo aus Zweige in die Coronarfurche eindringen und unter dem Perikard weiterziehen. Diese Zweige führen zahlreiche Ganglienzellen. Sie liefern später die Atrioventrikularganglien und die Nerven der Ventrikel.

2. das Verbindungsgeflecht besteht aus Zweigen des Bulbusgeflechtes, aus Zweigen des Vagus, des Recurrens sinister und aus Herzästen des Grenzstranges. Es liegt in der Konkavität des Aortenbogens und dient vorzugsweise zur Verbindung mit (Fig. 337)

3. dem Vorhofgeflecht, das aus engen Maschen besteht, reich an Ganglienzellen ist, und in der oberen Wand des Sinus venosus sich ausbreitet, der später in den rechten Vorhof aufgenommen wird. Diese Geflechte bilden in Verbindung mit Zellen, welche sich im Lauf dieser Äste vorfinden, das

Herznervensystem, das sich im Anfang des dritten Monats noch weiter ausbildet. An der hinteren Fläche der aufsteigenden Aorta befindet sich dann ein Plexus aorticus profundus, der unten mit den Ganglien der Vorhöfe zusammenhängt. Es entwickeln sich ferner aus den vorhandenen Anlagen die Plexus coronarii, welche viele Ganglien besitzen. Von den Coronargeflechten wachsen die Nerven in die Wand der Ventrikel hinein; die Ventrikelnerven sind frei von Ganglienzellen. Bei dem Embryo von 19 mm Länge (7. Woche) endigen die Nervenzweige mit kleinen Anschwellungen, welche viele junge Ganglienzellen enthalten. Aus diesen Verdickungen wachsen die weiteren terminalen Herzzweige hervor.

Bei dem Frosch entstammen die sämtlichen Ganglienzellen des Herzens einer Anlage, nämlich derjenigen des Ganglion Nervi vagi. Sie sind eine kurze Zeit auf dem Sinus venosus zu einer einzigen Gruppe vereinigt; von ihr wandern Zellen nach der Vorhofsscheidewand, dort bleibt ein Teil, ein anderer gelangt in den Ventrikel. Die Zellen sind ursprünglich einer und derselben Art, und die histologischen und funktionellen Verschiedenheiten sind spätere Entwickelungszustände. Bei dem Hühnchen findet sich die Anlage der Herzganglien am 6. Tage der Bebrütung. Am 8. Tage entsteht ein Vorhofplexus, der jederseits einen Zweig vom Vagusstamm empfängt. Die sämtlichen zuführenden Stämme besitzen Ganglienzellen; die Hauptmenge liegt aber unmittelbar an der Vorhofswand. Am 10. Tage kommen die Coronarnerven hinzu. Die Zellen sind erheblich kleiner als jene der Spinalganglien.

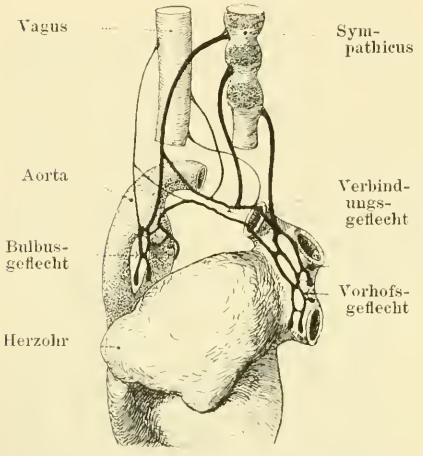


Fig. 337.

Schematische Darstellung des Herzgeflechtes menschlicher Embryonen. Nach His d. J. Die Herznerven des Vagus sind dünn, jene des Sympathicus dick gezogen.

Der Brustteil des Grenzstranges.

Zuerst sind sechs sympathische Ganglien, drei vor und drei hinter der Arteria coeliaca entwickelt, die auf Fig. 225, S. 383 bemerkbar ist. Bei dem Menschen und bei anderen Säugern bilden die peripheren Zweige dieser Ganglien einen Ring um die Wurzel der Coeliaca, und gelangen von ihr aus zu dem Darmrohr. Die Arterie liegt wie Leber, Milz und Magen, welche sie versorgt, anfangs weit nach vorn. Während der Zunahme der Körperlänge rückt sie mehr und mehr nach hinten, bis sie an dem zwölften thorakalen Wirbel angekommen ist, wo sie unterdessen von dem Plexus coeliacus vollständig umgeben wurde. Das Geflecht ist durch den grossen Nervus splanchnicus mit einer schwankenden Zahl von thorakalen, sympathischen Ganglien in Verbindung. Bisweilen reicht der Ursprung des splanchnischen Nerven bis zum zweiten thorakalen Ganglion des Sympathicus in die Höhe.

Splanchnicus.

Die Coeliaca, welche mit der Aorta nach rückwärts wandert, nimmt die peripheren Zweige des Sympathicus mit sich und führt auf diese Weise den langen Verlauf des Splanchnicus herbei.

Onodi, Arch. f. mikr. Anat. Bd 27. 1886. — Rabl, Morph. Jahrb. Bd. 19. 1892. — His d. J., Abhandl. d. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1891.

Integument und Sinnesorgane.

I. Integument.

Integumentum commune, äussere Haut, heisst die Abgrenzung der tierischen Körper gegen die Aussenwelt. Bei den Embryonen besteht diese Abgrenzung zuerst nur aus Ektoderm, dem äusseren Grenzblatt, an das sich später Mesoderm anlegt. Der Ausgangspunkt für die Entstehung des Integumentes ist das Ektoderm, das zuerst einschichtig (Fig. 338) auftritt, dann zwei- und mehrschichtig wird, wobei die Schichten sofort in der Weise different werden, dass die tiefe oder basale Lage aus mehr cylinderischen Zellen besteht, die obere aus gerundeten oder abgeplatteten. In den tiefen Schichten findet die Vermehrung der Ektodermzellen unter der Form der Mitose statt, wodurch die Oberhaut oder Epidermis, die auch die epitheliale Schichte genannt wird. entsteht. In dem Ektoderm nehmen alle Sinnesorgane direkt oder indirekt ihren Ausgangspunkt; ferner entstehen dort die Anlagen der Haare, Nägel und Drüsen. von den einfach gebauten Schweiss- und Talgrüsen bis zu den zusammengesetzten Milchdrüsen. Die Anlage wird durch Mesoderm unterstützt, denn die neuen Organe senken sich meist in die Tiefe und werden von Mesoderm grösstenteils oder auch vollständig umschlossen, je nach der Funktion, welche sie übernehmen. Es beteiligen sich dann dabei Bindegewebe-, Blutgefässe und elastische Elemente, sei es in Form von Fasern oder von elastischen Membranen. Sie alle stellen die Cutis dar, auf der die Epidermis durch Kittsubstanz befestigt ist. Besonderes Interesse nehmen die Ektoderm-

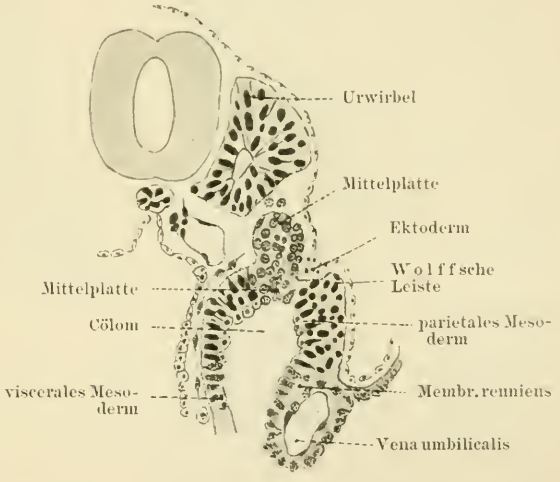


Fig. 338.
Menschlicher Embryo, 14—16 Tage alt. Linke Hälfte des Querschnittes. 240 mal vergr.

zellen in Anspruch wegen der Verschiedenartigkeit der Formen, die sie erhalten und der Funktionen, die sie übernehmen. Sie wandeln sich nicht nur in zahlreiche Horngebilde um und nehmen verschiedene morphologische Eigenschaften an, sondern auch in Sinneszellen, welche dann mit dem Centralorgan durch Neurone in Kontakt treten. Noch höher steigt ihre Umänderung in dem centralen Nervensystem selbst, das von dem Ektoderm abstammt (Seite 494). Sie bilden dort Neurone und Gliazellen in vielen Abstufungen, von denen die ersteren die höchsten, geistigen Funktionen übernehmen, während die letzteren Stützsubstanz darstellen.

Die Cutis besitzt in den ersten fünf Monaten keine papillären Erhebungen, die erst im sechsten Monat erscheinen (Kölliker). Im dritten Monat lassen sich zwei Lagen unterscheiden: die eigentliche Cutis und das subcutane Bindegewebe; noch soll elastisches Gewebe fehlen. In der 14. bis 15. Woche finden sich die ersten Fettträubchen in Gestalt von rundlichen oder länglichen Häufchen kernhaltiger Zellen von 9—22 μ Grösse. Im vierten Monat tauchen Fettkügelchen in ihnen auf. — Bei den Haustieren (Rind, Pferd, Schaf, Schwein) fehlt ein Papillarkörper mit Ausnahme ganz engumschriebener Stellen. Nur dort, wo starke Horngebilde (Hufe) auftreten, entwickelt er sich. Im vierten Monat messen Ektoderm und Mesoderm 0,18 mm. In dem Ektoderm sind dann drei Schichten erkennbar; die oberste Lage, Stratum corneum, deren Zellen sich schon jetzt losstossen. Sie haben die Kerne noch nicht verloren, wie dies im Stratum corneum des Erwachsenen der Fall ist. Die Schichte enthält oft nur eine einzige Zellenlage; deshalb wird ihre Existenz auch oft bestritten. Geschieht die Ablösung später gleichzeitig auf grösseren Strecken, so spricht man von einem Epitrichium (Welcker), wie es bei dem Schwein, besonders aber bei Bradypus tridactylus vorkommt und erst bei der Geburt zerreisst. Mit dem Sekret der Talgdrüsen vermischt, stellen die Zellen der Hornschicht die „Fruchtschmiere“ oder den Käsefirnis (Smegma embryonum, Vernix caseosa) dar, eine weissliche, geruchlose, schmierige Masse, welche vom sechsten Monat an die ganze Oberfläche des Fötus bedeckt. Das Stratum mucosum (Malpighi) enthält rundliche Zellen. In ihnen entsteht nach der Geburt das Pigment, auch bei den gefärbten Menschenrassen. Die Negerkinder kommen hell zur Welt; am dritten Tage beginnt die Färbung zuerst an den Nagelrändern und an der Brustwarze, am fünften und sechsten Tage verbreitet sich die dunkle Färbung über den ganzen Körper. Es sind die tiefliegenden Zellen der Stratum mucosum, welche das Pigment zuerst erhalten. Darunter auch das Stratum cylindricum, eine einfache Lage deutlich cylindrischer Zellen, die gegen das Mesoderm hin (Fig. 339) scharf abgegrenzt ist. Eine feine Linie trennt die basalen Enden der Zellen gegenüber der strukturlosen Lage des anstossenden Mesoderm.

Epitrichium.

Entwickelung der Haare.

Die Entwickelung der Haare beginnt am Ende des dritten Monats. Das Ektoderm zeigt um diese Zeit eine dreifache Schichtung, nämlich eine Hornschicht (Stratum corneum), eine Schleimschicht, Stratum mucosum (Malpighi) und die am tiefsten liegende Cylinderschichte (Stratum cylindricum), in welcher der eigentliche Bildungsprozess beginnt. Die Schichten sind sehr dünn, das Stratum cylindricum

besteht aus einer einzigen Zellenlage (Fig. 339). An den Stellen, wo sich Haare, Schweiss- oder Talgdrüsen bilden, senken sich Zapfen von Zellen in die Tiefe des Mesoderm hinab. Jeder Zapfen stellt einen Haarkeim dar. Er wird umgeben von der nächstliegenden, verdichteten Schichte des Mesoderm, dem Haarbalg (Folliculus pili); demnächst verdickt sich der Haarkeim kolbig. Ihm gegenüber entsteht in dem Mesoderm eine Anhäufung von Zellen, die sich mehr und mehr zu einer kegelförmigen Papille, zu der Haarpapille (Papilla pili, Fig. 339) umgestaltet. Die Papillenanlage ist nicht sogleich kegelförmig, sondern von Anfang an flach, sie erhebt sich mehr und mehr, plattet das kolbige Ende des Haar-

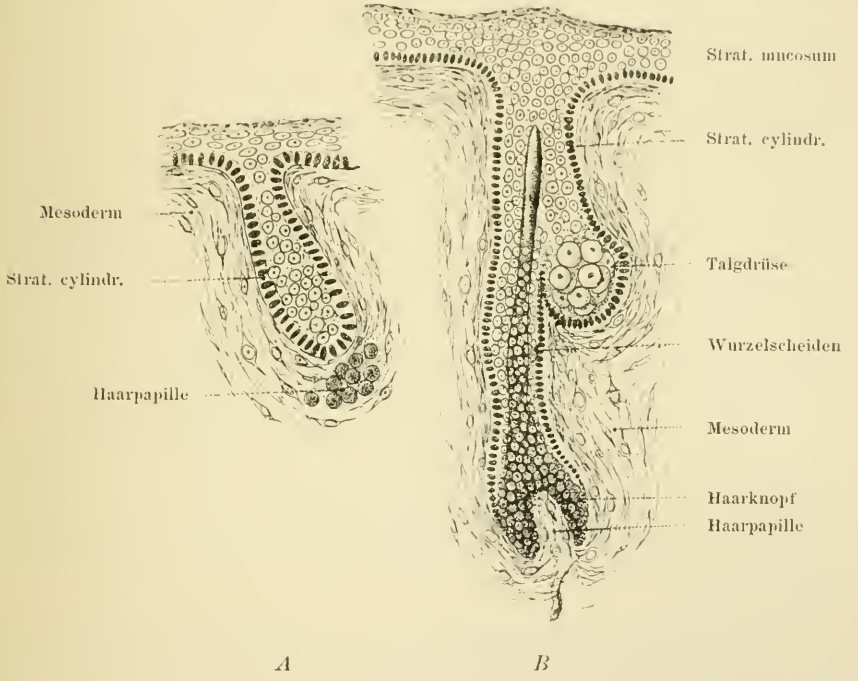


Fig. 339.

A Haaranlage, Stirnhaut, menschlicher Fötus von 5 ½ Monaten. *B* Haaranlage, Brauen, menschlicher Fötus von 4 Monaten. Die histologischen Einzelheiten sind bei starker Vergrösserung gezeichnet.

keimes ab und stülpt ihn flaschenbodenartig ein. Innerhalb des Haarkeimes entsteht nun das Haar; die in der Mitte befindlichen Zellen verhornen und formen sich zu einem dünnen verhornten Strange um, der nach oben spitz zuläuft, nach unten sich aber verdickt, und mit diesem verdickten Ende, dem Haarknopf, die Papille umfasst. Unter der Zufuhr von Bildungsmaterial aus der Papille, die unterdessen Blutgefässschlingen erhalten hat, entsteht an dem Haarknopf neues Zellenmaterial, wodurch das Haar sich verlängert und mehr und mehr gegen

die Oberfläche emporrückt, bis es das Stratum corneum durchbohrt (Fig. 339 *B*). Nicht alle Zellen des Haarkeimes werden für die Herstellung des Haares verwendet; die übrig gebliebenen sondern sich in zwei Lagen, welche Wurzelscheiden genannt werden. Die äussere Wurzelscheide liegt dicht an dem mesodermalen Haarbalg, sie geht nach oben ohne Unterbrechung in das Stratum mucosum (Malpighi) über; die innere Wurzelscheide liegt dem jungen Haar zunächst an, ist aber nur auf der unteren Strecke nachweisbar.

Der Haarkeim enthält zweierlei Zellen, insofern sich die zwei unteren Lagen des Ektoderm an seiner Herstellung beteiligen. Die peripheren Zellen bestehen aus niedrigen Cylinderzellen als Fortsetzung des Stratum cylindricum (Fig. 339 *A*); sie stehen mit der Längsachse senkrecht zu derjenigen des Haarkeimes; die Mitte ist ausgefüllt von rundlichen Zellen, welche denen des Stratum mucosum gleichen. Die Abgrenzung des Haarkeimes gegen den Haarbalg ist sowohl an den Seiten wie an dem Grund scharf. Die Grenzlinie deutet schon früh auf die Anwesenheit einer Glashaut, welche an dem vollendeten Haar nachgewiesen ist. Das Wachstum des Haares wie der Wurzelscheiden vollzieht sich durch fortgesetzte mitotische Teilung der an der Haarpapille befindlichen, ektodermalen Zellen. Sie fügen sich verhornend den schon früher verhornten Zellen an. Die Spitze ist das älteste Produkt, der unmittelbar über dem Bulbus liegende Abschnitt der jüngste Haarteil. Die äussere Wurzelscheide wächst in radiärer Richtung von der Innenfläche der Glashaut gegen die Achse des Haares. Auf diese Weise bedeckt sich die Haut des Fötus mit einem dichten Flaum feiner Härchen, mit der Lanugo, auch an jenen Strecken, an denen die Behaarung später zurücktritt. Der Mensch bringt also ein vollständiges Haarkleid mit zur Welt, das sich aber später an den meisten Stellen zurückbildet.

Haarkleid.

Die Frage nach der Herkunft des Haarkleides hat verschiedene Beantwortung erfahren. Die neueste Auffassung berücksichtigt den grossen Nervenreichtum der Haare. Sie sind ein wichtiges Glied des Tastapparates. Sie vergrössern die empfindliche Peripherie und wirken wie zarte Fühlhebel, deren centrale Partie, die Wurzel, auf selbst sehr schwache Reize empfindlich ist, wie sie z. B. das Wehen des Windes hervorbringt. An diese Thatsache anknüpfend erscheinen die Haare als sensible Endapparate. Endapparate sensibler Art finden sich nun auch in der Haut der Fische und Amphibien. Bei den Landtieren könnten diese Endapparate dem Ursprung der Haare zu Grunde liegen. Eine andere Theorie stellt dagegen die phylogenetische Entwickelung der Haare in nähere Beziehung zu den Perlorganen der Fische und betrachtet die Schenkelsporn der Eidechsen als Anfangsformen der Haarbildungen der Säugetiere (Leydig). Die Schuppen der Reptilien (M. Weber) und die Hautzähnchen der Selachier (Emery) sind ebenfalls schon herangezogen worden. Die Lanugo, das Wollhaarkleid des Fötus, stellt ein rudimentäres Organ dar. Nach der Geburt findet allmählich ein totaler Haar-

Lanugo

wechsel statt. Bleibt er aus, so wird die Lanugo erhalten, und stellt ein pigmentarmes, seidenweiches Haarkleid her, das den ganzen Körper auch das Gesicht bedecken kann. Es gehören hierher jene so viel umfabelten Hundemenschen, Haarmenschen u. dergl.

Haarwechsel. Nach der Geburt verschwindet die Lanugo langsam und das sekundäre Haarkleid stellt sich neu her. Das sekundäre Haar entsteht in dem Balg des Wollhaares. Es verlässt die Papille, rückt langsam nach oben und fällt aus. Derselbe Prozess tritt bei dem Haarwechsel der Kinder und der Erwachsenen ein. Die Lebensdauer der Haare ist im ganzen kurz. Die Cilien dauern nur 100—150 Tage, die Haare der Kopfhaut 2 bis 4 Jahre. Die feineren Vorgänge des Wechselns bestehen darin, dass der Haarknopf seinen Zusammenhang mit der Papille verliert und zu einem besenartig aufgefaserten Kolben umgestaltet wird. Solche Haare heissen deshalb Kolbenhaare. Sie rücken allmählich aus der Haartasche heraus; die nunmehr leeren Wurzelscheiden rücken einander bis zur Berührung nahe; in der Tiefe sitzt die atrophische Haarpapille. Aus den Zellen der Wurzelscheiden, die einem Haarkeim der embryonalen Periode entsprechen, entsteht central ein junges Haar, das wieder einen Haarknopf und eine Haarpapille erhält, peripher die Wurzelscheiden aus den nicht verbrauchten Zellen. Das junge Haar dringt neben dem Kolbenhaar in die Höhe, während letzteres nach kürzerer oder längerer Zeit ausfällt. Strittig ist, ob das junge Haar sich an eine ganz neue Papille anlegt, oder an die alte, oder ob sowohl das eine als das andere vorkommt. Das embryonale Haarkleid ist für den Fötus von keinerlei Bedeutung. Es wird nur begreiflich unter dem Gesichtspunkt des Atavismus. Abnorme Vermehrung der sekundären Haare muss ebenso aufgefasst werden. Sakraltrichosis ist nur denkbar, weil atavistisch Behaarung an dieser Stelle existiert, aber die langen Haare sind dort noch kein Hinweis auf einen Haarschwanz der Vorfahren, sondern auf einen pathologischen Reiz infolge von Spina bifida. — Die Entwickelung der Haare beginnt oft auch damit, dass sich zuerst die Oberfläche der Haut in Form eines kleinen Hügels erhebt, die eine circumskripte Anhäufung von Zellen das Stratum mucosum darstellt, so stark, dass die Schichte der Cylinderzellen in die Mukosa einsinkt. An der tiefsten Stelle dieser Einsenkung häufen sich mesodermale Zellen an, die zu dem Aufbau der Haarpapille später verwendet werden. Die Höckerbildung erhebt sich also nicht einseitig nur nach oben, sie erstreckt sich durch alle Schichten und leitet jene Prozesse ein, die oben geschildert wurden. Die Höckerbildung ist sehr weit verbreitet; die Stacheln des Igels zeigen sie, ferner die Anlage der Vogelfedern. Bei den Nutzhaustieren kommt sie ausschliesslich den Sinushaaren zu und ist hier nur in den ersten Stadien bemerklich.

Unna, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876. — Götte, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 4. 1868. — Feiertag, Inaug.-Diss. Dorpat 1875. — Stieda, Biol. Centralbl. 1887. — Davies, Morph. Jahrb. Bd. 15. 1889. — Maurer, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895. 4°. Mit Tafeln. — Virchow, R., Zeitschr. f. Ethnologie. Bd. 8 u. 16. — Bonnet, Anat. Hefte. 1892.

Talgdrüsen, Glandulae sebaceae.

Die Talgdrüsen entstehen später als die Schweissdrüsen, allein sie werden an die Entwickelung der Haare anschliessend hier besprochen, weil sie aus dem Haarkeim hervorgehen. Sie treten als kleine, seitliche Buckel des Haarkeimes auf, meist zu beiden Seiten (Fig. 339 *B*). Die Buckel werden bald zu halbkugeligen, knopfartigen Fortsätzen, die von

der Basalmembran des Haarkeimes umschlossen sind und aus denselben Zellen, wie letzterer bestehen: aus einer peripheren Lage niedriger Cylinderzellen und aus einer Anzahl centraler, rundlicher Zellen. Bald ändert sich dieser Sachverhalt insofern, als die peripheren Zellen klein, die centralen umgekehrt gross, durchscheinend werden und dann Spuren von Verfettung zeigen. Die Drüsenanlagen wachsen in die Tiefe und jede stellt einen Zapfen dar; sie sind im Mittel nur 0.04 mm breit und 0,13—0,14 lang. Ist das Haar durchgebrochen, so produzieren die Talgdrüsen Nebensprossen, welche bauchig werden und so allmählich die bekannte Form der Drüsen annehmen.

Unna, l. s. c. — Marks, Untersuchung über die Entwickelung der Haut. Diss. Giessen 1895.

Schweissdrüsen, Glandulae sudoriparae.

Schweissdrüsen entstehen entweder im Anschluss an die Haarkeime, oder selbständig. Selbständigkeit der Anlage besteht an den völlig haarlosen Stellen, wie Hand- und Fusssohle. Hier senkt sich ein Zapfen von Zellen aus dem Stratum mucosum in die Tiefe. Die randständigen Zellen sind cylindrisch, die in der Mitte rundlich. Gegen das Mesoderm besteht eine scharfe Grenze. In einer bestimmten Tiefe wächst die Anlage nicht mehr in gerader Richtung weiter, es entstehen Windungen an der terminalen Schlauchstrecke, die schliesslich zu einem Knäuel führen: Glomus, daher auch Glandula glomiformis. Nach vollendeter Entwickelung liegt der Knäuel in dem retikulären Teile der Lederhaut oder im Unterhautbindegewebe mit Fett. — Schweissdrüsen, welche im Anschluss an den Haarkeim entstehen, sind an der Kopfhaut des Menschen beobachtet, ferner an den grossen Drüsen der Achselhöhle, an den Ohrenschmalz-, den Analdrüsen und den Mollschen Drüsen der Augenlider. Bei den Haustieren ist diese Entstehungsart allgemein. Der Ausgangspunkt liegt dicht an der Übergangsstelle des Haarkeimes in die Epidermis. Die Schweissdrüsenkeime steigen, den Haarkeimen dicht anliegend, in die Tiefe, stellen einen soliden Strang von 3 bis 4 Zellenreihen dar, dessen unteres Ende kolbenartig verdickt ist und eine Länge von 0,1 mm besitzt. Das umgebende Mesoderm ist durch eine Basalmembran scharf abgesetzt.

Nach den vorliegenden Erfahrungen, welche für den Menschen und die Nutzhaustiere gelten, können aus ein und demselben Keim, der in die Haut von der Epidermis her eindringt, drei Gebilde nebeneinander entstehen: ein Haar, eine Talgdrüse und eine Schweissdrüse. Bei manchen Haaren bleibt die Talgdrüsenanlage rudimentär oder verschwindet und es entsteht nur Haar und Schweissdrüse, oder da letztere Bildung auch ausbleiben kann, das Haar allein. Schliesslich kann sich von dem primären Keime nur eine Schweissdrüse oder nur eine Talgdrüse (Meibom'sche Drüse) entwickeln. Die Muskelzellen, welche an der Schweissdrüse vorkommen, entstehen aus dem Mesoderm.

Milchdrüsen, Glandulae lactiparae.

Die erste Anlage der Milchdrüsen besteht in einer knopfartig verdickten Wucherung des Ektoderm im 2. Monat des Embryonallebens um die Zeit des Schlusses der Kiemenspalten. Bald senkt sich dieser ektodermale Knopf in die Lederhaut hinein, wie dies auch bei der Entstehung anderer Drüsen der Fall ist, wobei der Grösse der Anlage entsprechend erst ein linsenförmiger Keil dieser Zellen in die Tiefe dringt, der dann Zapfen- und später Kolbenform erhält. Um den Epidermiskolben häufen sich in vermehrter Menge die mesodermalen Elemente der Lederhaut. Demnächst macht sich auf der freien Fläche der Haut eine kleine Grube bemerkbar, das Drüsenfeld (Fig. 340). Während sich dieses vertieft, entsteht an seinem Rande eine ringförmige Erhebung, der Cutiswall. Der Epithelkolben treibt unterdessen mehrere Epithelsprossen in die mesodermale Unterlage je nach

Drüsenfeld

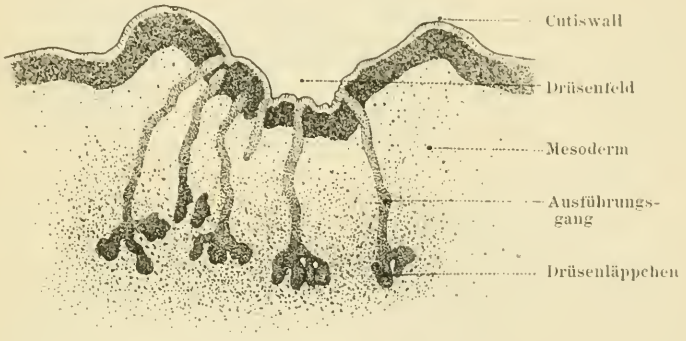


Fig. 340.
Anlage der Milchdrüse. Weiblicher Fötus von 32,5 cm Länge. Ende des 6. Monates. 90 mal vergr.

der Zahl der Drüsenausführungsgänge beim Erwachsenen. Diese sekundären Sprossen wachsen, verzweigen sich und bei dem Neugeborenen sind bereits die Ausführungsgänge, die Milchsinus (Sinus lactiferi) und Milchgänge (Ductus lactiferi) zu unterscheiden samt den aus den letzteren sich bildenden Acinis. Neugeborene Kinder beiderlei Geschlechts haben alle Hauptbestandteile der Milchdrüse fertig ausgebildet und kann die Drüse Milch secernieren (am 4.—10. Tag). Die Warze entsteht durch Emporsteigen des Drüsenbodens und zwar beim Menschen am Ende des intrauterinen Lebens. Das mesodermale Gewebe vermehrt sich, zwischen seinen Elementen treten sehr früh glatte Muskelzellen auf und das früher vertiefte Drüsenfeld kommt auf die Spitze einer kegelförmigen Erhebung zu liegen.

Die Zeit der Papillenentwickelung schwankt: bei dem männlichen Geschlecht erhalten sich häufig embryonale Zustände. Bei 10—12jährigen Knaben

besteht oft noch das vertiefte Drüsenfeld, von einem Wall umgeben; die vollständige Erhebung zu einer Warze kann erst bei dem geschlechtsreifen Weibe mit dem Beginn der Laktationsperiode stattfinden. Bei dem neugeborenen Mädchen überschreiten die Milchgänge den Warzenhof in der Regel nicht, und die ganze Drüse zeigt eine Ausdehnung von höchstens 2 cm Breite. — Auf dem Warzenhof (Areola) finden sich Talgdrüsen und Schweissdrüsen. Der grösste Teil der primären, ektodermalen Anlage geht auf dem Wege der Vermehrung zu Grunde, die Gänge besitzen dann als Auskleidung ein einfaches Epithel, das in der Nähe der Warze mehr cylindrisch ist, in der Tiefe kubisch, haben eine Länge von 0,45—0,97 mm und eine Breite von 0,03; die rundlichen Drüsenläppchen sind nicht viel stärker als der Ausführungsgang; ihre Breite beträgt 0,045 mm.

Die taschenartig vertiefte Anlage der Milchdrüse entsteht in der nämlichen Weise auch bei den Affen und Halbaffen, und man nimmt an, die Einsenkung des Drüsenfeldes entspreche einem einzigen, sehr weiten, gemeinsamen Ausführungsgang der Milchdrüse. Die primitivste, bekannte Säugeeinrichtung findet sich beim Schnabeltier (Ornithorhynchus), bei welchem das Gesäuge in einem in der mittleren Bauchgegend befindlichen Drüsenfelde, ohne jede Papillenbildung besteht. Es münden dort Knäueldrüsen mit getrennten Ausführungsgängen, die als Milchdrüsen aufgefasst werden. Die Milchdrüsen der höheren Säuger sind nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse wohl am ehesten von Talgdrüsen abzuleiten wegen der Art des secernierenden Epithels und des Sekretes (Gegenbaur). — Für die Deutung der überzähligen Brustwarzen, gleichgültig ob sie funktionieren oder rudimentär sind, ist folgendes ermittelt. Bei den Embryonen von Schwein, Katze, Fuchs, Kaninchen, Eichhörnchen und Maulwurf entsteht beiderseits in der Axillarlinie, hinab bis zu der hinteren Extremitätenknospe, eine leistenförmige Linie aus ektodermalen Zellen, die Milchleiste (O. Schultze), welche die gemeinsame epitheliale Anlage des ganzen Milchdrüsenapparates darstellt. Die Differenzierung in einzelne Drüsenkomplexe geschieht durch lebhafte Wucherung des Ektoderm an bestimmten Stellen (bei Embryonen beiderlei Geschlechtes von 1,0—1,2 cm Länge). Diese „Milchhügel“ werden isoliert durch Schwund der dazwischen befindlichen Leiste, sie rücken dann von ihrer seitlichen Lage der Mittellinie näher und gestalten sich unter Beteiligung des Mesoderm ähnlich wie bei dem Menschen zu Zitzen. Es sind ausser den beiden normalen Brüsten mit gut entwickelten Warzen bis zu acht accessorische Warzen beobachtet worden, welche, als axillare und pektorale Milchdrüsen reihenförmig angeordnet, alle milchten (Neugebauer). Es sind auch abdominale beobachtet, ja selbst auf den Schamlippen und auf der vorderen Schenkelfläche sind accessorische Warzen gefunden worden. Bei Männern sind überzählige Brustwarzen verhältnismässig oft zu finden (im Verhältnis von 1:33). Früher hat man diese Erscheinungen als Lusus naturae, als eine Abirrung vom Organisationsplan gedeutet, heute ist die Ansicht ausgesprochen, dass es sich um eine Erscheinung des Rückschlages (um Atavismus) dabei handle. Die meisten Zitzen hat der auf Madagaskar lebende Borstenigel (Centetes) nämlich 22; in der artenreichen Gruppe der Beutler besitzt Didelphys 7 Zitzen jederseits; bei einigen Halbaffen kommen bis 3 Zitzenpaare vor. Diese Thatsachen liefern eine zufriedenstellende Unterlage für die Auffassung der Hyperthelie als einer Tierähnlichkeit. Wenn nun auch diese Auffassung noch keine, nach jeder Richtung befriedigende Erklärung in sich schliesst, so wirft sie doch zur Zeit am meisten Licht auf die Erscheinung von mehreren Mammillen. Die Voraussetzung, dass es sich bei den in der Achselhöhle und am Rücken liegenden Mammillen um eine acci-

Milchleiste.

dentelle Modifikation der Talgdrüsen handle, rechnet mit der Annahme, dass Milchdrüsen aus vergrösserten Talgdrüsen hervorgehen. Die Montgomery-schen Drüsen auf dem Warzenhof sind echte Talgdrüsen, die sich mit dem Eintreten der Laktation nicht nur vergrössern, sondern wirklich milchabsondernde Drüsen werden.

Über die Entwickelung der Milchdrüse: Langer, Denkschr. der Wien. Akad. Bd. 3. 1852. — Huss, Jenaische Zeitschr. Bd. 7. 1873. — Kölliker, Th., Würzb. Verhandl. Bd. 14. 1880. — Rein, Arch. f. mikr. Anat. Bdd. 20 und 21. 1882. — Schultze, O., Würzburger Verhandl. Bd. 26. 1893.

Die Nägel, Ungues.

Die Nägel werden, wie die Haare, aus verhornten Zellen gebildet. Sie gehen aus dem Ektoderm hervor und stellen erst nach der Geburt jene der Haut aufsitzende Platten dar, wie sie von dem Erwachsenen

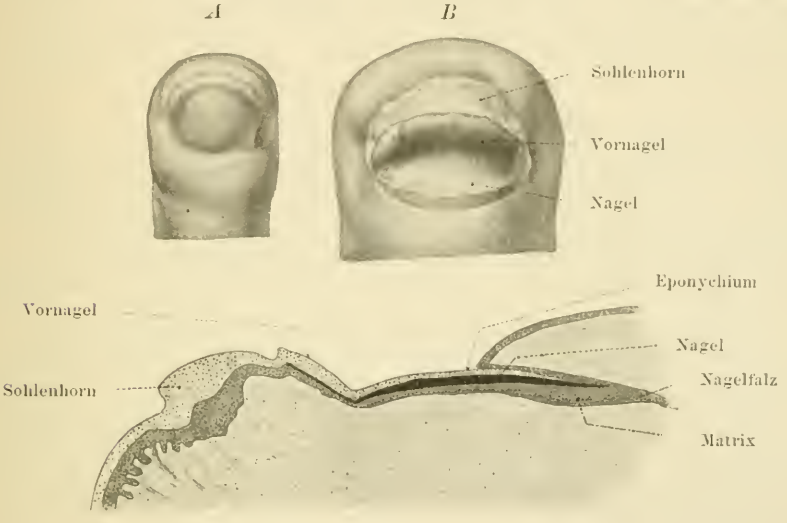


Fig. 341.

A Menschlicher Fötus von 4 cm Länge. 20 mal vergr. *B* Menschlicher Fötus von 10 cm Länge. 13 mal vergr. *C* Menschlicher Fötus von 10 cm Länge. 24 mal vergr.

bekannt sind. Bis dahin gehen sie durch die Entwickelungsstufen einer primitiven Nagelplatte (Fig. 341 *A*) und eines Vornagels hindurch. Zuerst erscheint (10.—12. Woche) die primitive Nagelplatte als eine leichte Wölbung, die sich auf dem Rücken der Endphalange ausbreitet. Ein „Nagelfeld" ist durch einen Nagelwall, der besonders nach rückwärts deutlich vorspringt, umgrenzt. Auf diesem Nagelfeld finden sich noch keine verhornten Nagelzellen, sondern lediglich drei Schichten von verschieden geformten Ektodermzellen: zu unterst ein Stratum cylindricum, dann ein Stratum mucosum, mit rundlichen Zellen, welche bedeckt sind von einer Lage etwas abgeplatteter Zellen, die oft gequollen erscheinen, und zu oberst ein Stratum corneum. In der zweiten Periode der Nagel-

entwickelung (15.—18. Woche, 9 cm Rumpflänge) wird das früher leicht gewölbte Nagelfeld vertieft und bald in grössere Grade eingeknickt (Fig. 341 *B* und *C*). Die oberen Schichten des Ektoderm haben sich im Bereich des Nagelfeldes beträchtlich verdickt und das Stratum corneum zeigt mehrere Schichten. An der Grenze zwischen ihm und dem Stratum mucosum treten Zellen auf, welche viel Eleidin enthalten (Körnerzellen) und nach einiger Zeit in Nagelzellen übergehen, indem sie verhornen. Auf diese Weise entsteht ein Vorläufer des Nagels zwischen den Ektodermzellen, der ein breites Blättchen darstellt, noch in keinem Falz, weder an der Seite noch an der Wurzel steckt, sondern vorerst nur im Bereich des Nagelfeldes ausgebreitet ist. Dieser Vornagel dringt nun in den Nagelfalz ein, der unterdessen vorgebildet wurde (Fig. 341 *C*), noch von einer Ektodermschichte bedeckt, die den Namen Eponychium führt und aus mehreren Zellenlagen besteht. Es ist nach der Geburt noch vorhanden, verliert sich aber durch Abstossung; die Oberfläche des Nagels liegt dann frei. In dem Nagelfalz beginnt nun die Verhornung (im 7.—8. Monat) in stärkerem Grade, es entsteht ein wirklicher, fester, aus mehreren verhornten Schichten bestehender Nagel. Die Zellen der Matrix wandeln in Hornzellen sich um, legen sich dicht aneinander, umgreifen andere und verbinden sich mit den bereits verhornten Lagen. Im Bereich des Nagelfalzes (Fig. 341 *C*) ist die Lage der Matrix am stärksten und damit auch die Produktion neuer Zellen am zahlreichsten. — Die Matrix entwickelt sich gleichzeitig mit dem Nagel aus dem Stratum mucosum, das unter dem Vornagel sich befindet. Aber dieser Prozess geht langsam vor sich. Im 7.—8. Monat entsteht die Matrix, auf einem beschränkten Gebiet im Nagelfalz, als eine Verdickung der Zellenschichten; durch Verhornung liefert sie einen echten, harten Nagel. Matrix und echter Nagel schieben sich mehr und mehr gegen die Fingerspitze hin und liegen platt auf dem Nagelfeld, während der Vornagel, weil nur aus ein paar verhornten Zellenschichten bestehend, steil emporgerichtet ist; die starke Zunahme des Mesoderm hebt ihn in die Höhe. Durch eine seichte Furche getrennt, schliesst sich an den Vornagel der jetzt ansehnlich gewordene Nagelsaum an, der sich durch eine seichte Rinne von der übrigen Fingerbeere absetzt (Fig. 341 *C*, Durchschnitt). Die Knickung des Nagelfeldes (Fig. 341 *B*) schwindet mit der Verdrängung des Vornagels durch den echten Nagel. Sobald der letztere das ganze Nagelfeld bedeckt, ist der Vornagel in den echten Nagel übergegangen. Das Eponychium ist abgestossen und der Nagelsaum von dem vorwärtsdrängenden Nagel bedeckt. Der Nagelsaum bleibt als ein dünnes Zellen-Lager am Übergang des Nagelblattes in die Haut der Fingerbeere bestehen.

Eponychium.

Bei Neugeborenen beträgt die Dicke des Nagels nur 0,16 mm, die Dicke der Matrix 0,09 mm. Alle diese Teile nehmen allmählich zu, bis dieses Horngebilde den vollen Grad seiner Ausbildung erreicht hat. Dazu gehören namentlich auch die Papillen und Leisten des Nagelbettes. Nachdem eine Hauptbildungsstätte des echten Nagels in der Tiefe des Nagelfalzes liegt, muss bei der Exstirpation des eingewachsenen Nagels auch diese Partie zerstört werden, um Recidiven zu vermeiden.

Bei dem Menschen ist der Nagelsaum sehr klein, grösser schon bei den Affen. Bei den Krallen tragenden Säugetieren ist er zwischen den Seitenwänden der stark quergekrümmten Nagelplatte enthalten. Der Nagelsaum ist am stärksten entwickelt bei den Huftieren, wo er das Sohlenhorn darstellt. Die Erfahrungen der Entwickelungsgeschichte (Fig. 341 *A* u. *B*), wie die der vergleichenden Anatomie lehren, dass der Nagel nicht dorsalwärts wächst, sondern einen Formwechsel erfährt, der einen Ortswechsel vortäuscht.

Unna, a. a. O. — Zander, Arch. f. mikr. Anat. 1884 und 1886. — Gegenbaur, Morph. Jahrb. Bd. 10. — Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 47. 1888.

II. Entwickelung des Auges.

Das Auge wird aus zwei Blasen zusammengesetzt, deren Herkunft verschieden ist:

1. aus der Augenblase, Vesicula optica, welche vom Zwischenhirn,
2. aus der Linsenblase, Vesicula cristallina, welche vom Ektoderm stammt.

Die Augenblase ist eine Ausstülpung des Zwischenhirnbläschens, die anfangs in weiter Verbindung mit der Lichtung dieses Zwischenhirns steht, durch einen hohlen Stiel, den Augenblasenstiel. Das ganze Gebilde heisst bei dem Embryo von 4.2 mm gerader Länge (Fig. 126. S. 208): primäre Augenblase: sie reicht seitlich bis an das Ektoderm, das den Kopf bedeckt, und ist als ein Teil des Centralnervensystems aufzufassen; nachdem das letztere ursprünglich aus dem Ektoderm stammt, darf man die Augenblasen mittelbar von dem Ektoderm herleiten. Mit der Zunahme des Kopfes wird der Abstand von Augenblase und Hirnrohr grösser, folglich der Augenblasenstiel länger. Dann erscheint die Augenblase von dem Zwischenhirn „abgeschnürt", ein Ausdruck, der nur die deutliche Abgrenzung der beiden Gebilde, aber keine Trennung bezeichnet. Die primäre Augenblase ist nicht gerundet wie der ausgebildete Augapfel, sondern abgeplattet: sie steigt ferner etwas in die Höhe und wendet also einen Teil der untern Fläche seitlich (Fig. 346), dort wird später die Linse eingestülpt: die mediale Fläche liegt nahe der Zwischenhirnwand und die obere sieht dorsal. In diese primäre Augenblase dringt nun Ektoderm ein zur Herstellung der Linse und zwar in folgender Weise: das Ektoderm, das über die Augenblase hinwegzieht und dicht der Blase anliegt, ohne dass eine Schichte von Kopfmesoderm jetzt schon dazwischen läge, verdickt sich, und erhält mehrere (3—4) Zellenlagen. Gerade diese Stelle senkt sich

in die Augenblase hinein in Form eines nach aussen offenen Grübchens, des Linsengrübchens (Fig. 342 *A*). Die Tiefe beträgt 0,21 mm. Das Ektoderm besitzt in der übrigen Umgebung der Augenblase nur eine einzige Zellenlage (5—6 μ dick): an dem Eingang des Linsengrübchens steigt die Dicke des Ektoderm auf 14 bis 15 μ und in der Tiefe auf 40 μ. Es stülpt sich die ganze Ektodermlage ein, allein nur die tiefen Zellenlagen beteiligen sich an der Herstellung der Linse, die oberflächlichste Schichte geht zu Grunde. Die Ränder des Linsengrübchens wachsen sich später entgegen, bis zur Berührung: damit aus dem Linsengrübchen ein Linsensäckchen geworden, das einen kleinen Raum umschliesst, in welchem sich Reste der obersten Ektodermzellen im Zustand des Zerfalls vorfinden (5. Woche). Dieses Säckchen hängt noch eine Zeitlang durch einen soliden Zellstrang mit dem Ektoderm zusammen (Fig. 342 *B*). Der Zusammenhang löst sich bald und dann hat sich die Linse „abgeschnürt", und ist zur Hälfte in die Augenblase eingefügt.

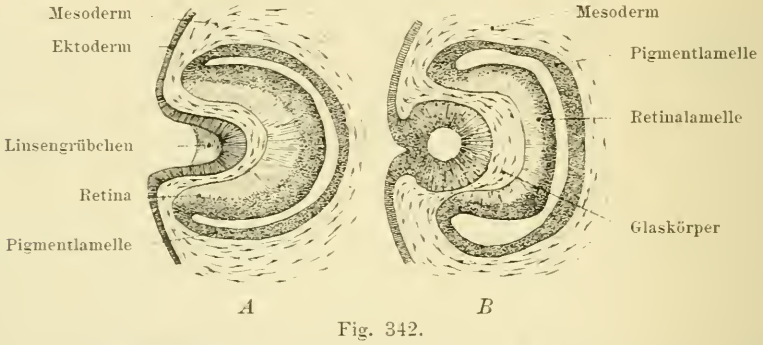


Fig. 342.

A Sekundäre Augenblase (Augenbecher) mit Linsengrübchen. Menschlicher Embryo, 4. Woche, 8 mm Länge. Nach v. Kölliker. *B* Abschnürung der Linse. Menschlicher Embryo, 4. Woche. Nach van Bambeke.

Die Abschnürung erfolgt sehr rasch und ist wohl schon nach zwei Tagen vollzogen. Die Grösse des rundlichen Linsensäckchens beträgt bei einem Embryo der 4. Woche 0,16 mm. An der Berührungsstelle mit dem Ektoderm wird ihre Wand dünn (vordere Wand). Sonst schwankt die Dicke zwischen 43—54 μ und enthält 3—6 Zellenlagen.

Die primäre Augenblase ist durch das Eindringen der Linse in die sekundäre Augenblase verwandelt worden, die einem Becher mit doppelten Wandungen gleicht. Man nennt deshalb diese Entwickelungsstufe auch „Augenbecher", in den die Linse so tief eindringt, dass seine laterale Wand dicht an die mediale herangedrängt wird und der Hohlraum der primären Augenblase bis auf eine kleine Spalte verschwindet. Mit dieser Verlagerung der Blasenwand ist die eine Lamelle jetzt der Linse zugekehrt, welche von nun die retinale Lamelle oder das retinale Blatt heisst, weil aus ihr die Retina wird. Die andere Lamelle des Doppelbechers heisst das Pigmentblatt, die

Lamina pigmenti, weil aus ihr das schwarze Stratum pigmenti der Retina hervorgeht (Figg. 342 und 343). Um die 5. Woche zeigt das Pigmentblatt schon einige Pigmentkörnchen namentlich am Becherrand, die sich bald vermehren und dadurch diese einfache Zellenschichte deutlich erkennen lassen. Das retinale Blatt verdickt sich; namentlich im Grund des Bechers; es treten Zellenlagen auf, wie in irgend einem anderen Abschnitt der Hirnwand; frühzeitig erscheinen dann die Grenzmembranen: Membrana limitans interna und externa. — Der Augenbecher ist am Schluss der 5. Woche in seiner ganzen Ausdehnung von dem Kopfmesoderm umgeben, das auch vor der Linse vorbeizieht (Fig. 343). Nunmehr sind alle Teile für die Herstellung des funktionierenden Organes vorhanden: die Linse, die Retina samt der Lamina pigmenti, das Mesoderm zur Bildung des Glaskörpers, der Chorioidea, der Sklera und Cornea. Die folgende Darstellung beschäftigt sich mit Angaben über dem Ausbau der ebengenannten Teile.

Entwickelung der Linse, Lens cristallina.

Die Beschreibung des weiteren Entwickelungsprozesses knüpft an die oben geschilderten und abgebildeten Vorgänge (Figg. 342 und 343) an. Mit der Herstellung des Linsensäckchens ist eine wichtige Periode der Linsenentwickelung erreicht (vierte Woche des menschlichen Embryo). Die Zellen der vorderen Wand liegen anfangs in mehrfacher, dann allmählich in einfacher Reihe, so wie sie zeitlebens bleiben und bei dem Erwachsenen das Linsenepithel bilden, das die innere Fläche der Linsenkapsel bedekt. Es reicht anfangs über den Äquator der Linse hinaus, später geht seine Grenze wieder etwas zurück. Die Zellen der hinteren Wand verhalten sich anders, sie liefern die eigentliche Masse der Linsenfasern. Sogleich bei der ersten Anlage sind diese Zellen länger und zahlreicher und ragen hügelartig in den Raum des Linsensäckchens hinein als Linsenwulst (Kölliker), der zwischen der fünften bis sechsten Woche etwa 80—90 μ misst; diese mittleren Zellen wachsen rascher als jene des Randes; hier gleichen sie schliesslich platten Zellen. Bald verschwindet die frühere Höhlung des Linsensäckchens, denn die Fasern des Linsenwulstes sind trotz der Zunahme des Organes so lange geworden, dass sie das Linsenepithel erreichen. Das frühere Säckchen ist jetzt zu einer geschlossenen Blase geworden, deren Fasern als sogen. Linsenkern die Grundlage für die Linse des Erwachsenen abgeben, zu denen nunmehr immer neue Fasern hinzukommen. Sie entstehen rings um den Äquator und lagern sich schichtenweise aufeinander; daher rührt die zwiebelschalenförmige Anordnung. Die Vermehrung der Fasern geschieht durch mitotische Teilung der am Äquator liegenden kurzen Zellen, welche sich verlängern. An derjenigen Stelle, an der sich der Kern der Linsenfasern befindet, ist die Zelle

verbreitert; der Kern ist oval, granuliert, mit Kernkörperchen versehen; nach der Vollendung der Faser liegt er in der Mitte der Zellenlänge. Wegen des Längenunterschiedes zwischen den randständigen und den centralen Fasern liegen die Kerne nicht in gleicher Höhe, sondern in einem der Linsenoberfläche parallel verlaufenden Bogen (Fig. 344). Bei den kugeligen Linsen der Tritonen, Salamander, Frösche und Eidechsen umfasst jede Faser die Hälfte des Linsenkörpers. Bei den meisten Säugetieren und dem Menschen sind die Linsenfasern kürzer, ihre Enden begegnen sich in regelmässigen dreistrahligen Figuren, den Nahtlinien. Diese Strahlenfiguren liegen an den Polen und die Strahlen schliessen Winkel von 120° ein Dabei fallen die Ebenen der Strahlen der vorderen und hinteren Fläche nicht zusammen, sondern sind um 60° gegeneinander gedreht. Schon bei menschlichen Embryonen von fünf Monaten

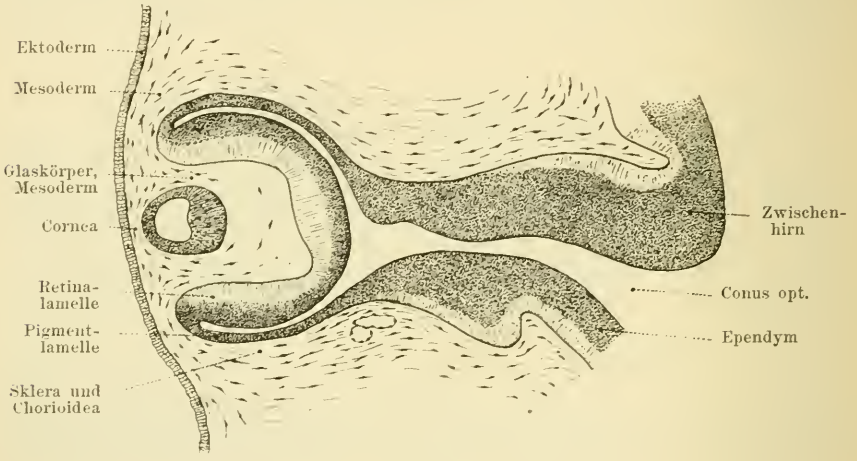


Fig. 343.
Augenstiel und Auge. Menschlicher Embryo, 10,2 mm Länge (Camera lucida). Kombiniertes Bild.

lässt sich das Vorhandensein des Dreistrahles nachweisen. Das bedeutet die Vollendung der ersten Schichte der äquatorial entstandenen Linsenfasern.

Sternsubstanz

Bei der Geburt hat die Linse $^2/_3$ ihrer definitiven Grösse erreicht. — Die Enden der Fasern rücken sich an den Polen niemals bis zur völligen Berührung nahe. Die entstandenen Spalten füllt eine durchsichtige Substanz aus, die Sternsubstanz. — Bei menschlichen Embryonen von 21 mm Scheitel-Steisslänge (8.—9. Woche) ist die Linse kugelig. Sie misst 0,35 bis 0,38 mm im dorso-ventralen Durchmesser. — Da am Äquator immer neue Linsenfasern entstehen, die sich auf die schon vorhandenen legen, so befinden sich die ältesten Lagen im Centrum der Linse, die fester sind als die peripheren (Linsenkern). Um das 30. Jahr beginnt die „Sklerosierung" des Linsenkerns. Im Greisenauge ist die ganze Linse sklerosiert (= verhornt), dadurch leidet ihre Elastizität. — Huschke erkannte zuerst, dass sich das Ektoderm

gegen die Augenblase hin einstülpe. H. Meyer fand bei neugeborenen Säugern, dass jede Linsenfaser aus einer Zelle hervorgeht. Remak stellte die Regel fest, welche für das ganze Wirbeltierreich gilt, dass das Ektoderm sich an der Stelle der Linsenanlage verdickt, dass ein Linsensäckchen entsteht und dass die Fasern ohne Unterbrechung von dem hintern Linsenpol zu dem vordern verlaufen. Im einzelnen ergeben sich unbedeutende Abänderungen des Prozesses (Rind — Schaf); der Mensch bildet jedoch seine Linse streng nach dem oben angegebenen Schema. — Bei dem Kaninchen werden freie Zellen im Linsensäckchen kurz nach dessen Entstehung gefunden, welche nicht in Linsenfasern übergehen, sondern nach und nach verschwinden. Ähnliches kommt bei dem Menschen vor.

Der Eingang in den Augenblasenstiel von dem Zwischenhirn aus, ist um das Ende der 4. Woche hoch und breit. Der ganze Stiel ist noch hohl. Allmählich wird der Zugang enger; am Ende des 2. Monates existiert nur noch eine feine Öffnung; auch der Kanal nach der Blase hin ist nur noch eine kurze Strecke von der Hirnkammer aus durchgängig.

Die Linsenkapsel ist eine strukturlose Membran, welche durch eine Ausscheidung der Linsenzellen entsteht: sie ist vorne stärker als

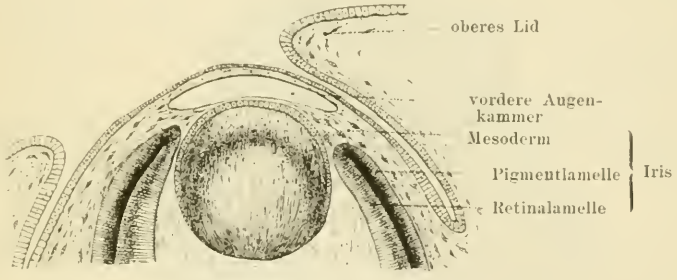


Fig. 344.

Vertikalschnitt der vorderen Augenhälfte eines menschlichen Embryo von 21 mm Scheitel-Steisslänge (8—9 Wochen). Der Schnitt zieht etwas ventral von dem Eintritt des Sehnerven. Nach v. Kölliker.

hinten. Wann ihre Entstehung beginnt, ist noch unentschieden. Bei Embryonen von 17—22 mm Länge ist sie nicht bestimmt erkennbar. Aber sie erscheint am Ende des dritten Monats und wird dann von zierlichen Gefässen der Tunica vasculosa lentis umsponnen. Die Gefässe dringen mit Mesodermzellen zwischen Linse und Becherrand hinein, und bald entwickelt sich ein Netz, das mit benachbarten Blutbahnen in Verbindung tritt, nämlich:

1. mit der Arteria hyaloidea, einer Fortsetzung der Arteria centralis retinae;

2. mit den Arteriae ciliares longae und breves (Fig. 345): der Abfluss des Blutes geschieht durch die Venae vorticosae. Unterdessen ist der Glaskörper entstanden, der ebenfalls Gefässe erhält und nunmehr lassen sich folgende einzelne Gefässbezirke unterscheiden:

a) Gefässe für den Glaskörper, Vasa hyaloidea propria;

b) ein Gefässkranz für die hintere Linsenfläche, Membrana capsularis;

c) ein Gefässkranz für die vordere Linsenfläche, Membrana pupillaris;

d) ein Gefässkranz auf dem Äquator der Linse.

Dem Glaskörper wird Blut durch die Arteria hyaloidea zugeführt (Fig. 345), die sich bei dem menschlichen Embryo des dritten Monats bald nach dem Eintritt in den Glaskörper in ein Büschel von meist gleich starken Ästen auflöst, welche etwa acht an der Zahl divergierend gegen die hintere Linsenfläche ziehen. Sie erreichen dabei die Peripherie des Glaskörpers, bilden durch Teilung ein feines Netz, winden sich in Schlingen und führen dem Corpus vitreum neues Bildungsmaterial zu. Sie sind an der Schläfenseite stärker als an der entgegengesetzten, dringen jedoch nicht bis zur Oberfläche. Dieses Glaskörpernetz ist schon früh der Rückbildung geweiht, wie oblitterierte kleine Kapillaren erkennen lassen. Die Hauptstämme, welche aus der Teilung der Arteria hyaloidea entstanden sind, dringen bis zur hinteren Linsenfläche vor und bilden den schon erwähnten hinteren Gefässkranz (Fig. 345), der sich bis zur Geburt erhält. Die Hauptstämme der Arteria hyaloidea dauern nur bis zum sechsten Monat. Vorerst wird das Hauptgefäss länger, dann werden die aus der Teilung hervorgegangenen Hauptstämme kürzer; dann wird nur mehr der vordere Abschnitt des Glaskörpers von jenen Gefässen durchzogen, deren Endausbreitung an der hinteren Fläche der Linsenkapsel erfolgt. Alle übrigen Äste sind zu Grunde gegangen; niemals dringen Gefässsprossen von dem Glaskörper aus in die Retina hinein. Auf dem Äquator der Linse bilden die von der hinteren Linsenfläche aufsteigenden Äste eine schmale, aus parallel und meridional verlaufenden Kapillaren bestehende Zone, welche als ein für die Ernährung und für das Wachstum der Linse wichtiger Abschnitt der Tunica vasculosa lentis zu betrachten ist, denn in diese Gefässzone

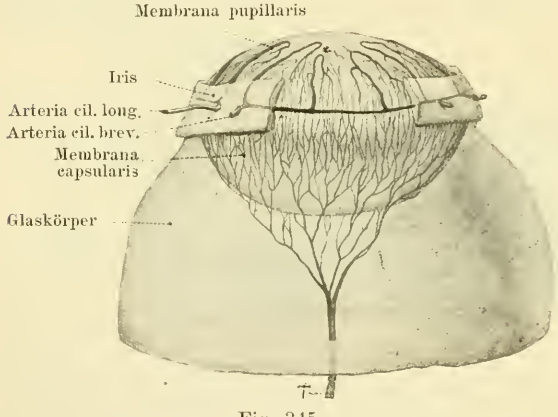


Fig. 345.

Tunica vasculosa lentis. Die Membrana pupillaris nach einem menschlichen Fötus von 8 Monaten. Die Membrana capsularis nach einem menschlichen Embryo von 6 Monaten. Von der Uvea ist ein Stück ausgeschnitten. Teilweise nach O. Schultze. † Arteria hyaloidea

münden alle drei arteriellen Zuflussbahnen und aus denselben entspringen die Wurzeln der in die Iris übergehenden Venen. An dem Äquator findet, wie schon oben erwähnt, eine beständige Neubildung von Linsenfasern statt, es wird dort also Nährmaterial in grosser Menge verbraucht. Die Gefässzone auf der vorderen Linsenfläche, die Pupillarmembran, Membrana pupillaris, steht vor allem mit den Gefässen der Iris im Zusammenhang. Von dem Circulus iridis major her, einem arteriellen Gefässkranz, der im Innern der Iris verborgen ist, betreten zahlreiche Äste diesen Gefässbezirk und ziehen gegen den vorderen Linsenpol hin (Fig. 345). Andere Zuflüsse (24—40) stammen aus der Arteriae ciliares breves und zwei aus den Arteriae ciliares longae. Alle anastomosieren miteinander und bedecken mit einem zierlichen Netz die Pupille. Gegen das Ende des Fötallebens kehrt das Blut durch die Iris in die Venae vorticosae der Chorioidea zurück. Streng genommen ist dieser Rückweg schon in der frühesten Zeit vorgezeichnet; noch ehe die Iris vorhanden ist, verlassen die Blutgefässe der ganzen Tunica vasculosa lentis das Gebiet an dem vorderen Rand des Augenbechers und laufen aus in jene Schichte des Mesoderm, aus welcher die Chorioidea hervorgeht. Diese Einrichtung macht die Existenz einer Vena hyaloidea überflüssig.

Membrana pupillaris.

Die typische Schlingenbildung an den Gefässen der Membrana pupillaris, wobei das Centrum gefässfrei bleibt (Fig. 345), tritt erst in der spätern Fötalperiode auf und bezeichnet die beginnende Rückbildung von dem Centrum nach der Peripherie; auf der Höhe der Ausbildung zieht das Gefässnetz auch über den vorderen Pol der Linse (O. Schultze). — Die Pupillarmembran kann persistieren (Atresia pupillae congenita), während die Gefässe auf der hintern Linsenfläche auch in solch abnormen Fällen verschwunden sind. Die Cirkulation in den beiden Membranen ist in einem ansehnlichen Grade unabhängig; denn die Membrana pupillaris wird von den Arteriae ciliares breves, also von Zweigen der Muskelarterien und von den zwei Arteriae ciliares longae versorgt, während die Membrana capsularis von der Arteriae hyaloidea aus mit Blut gefüllt wird (Fig. 345). Nur im Bereich der äquatorialen Kapillar-Zone steht das Gefässnetz der hintern Linsenfläche mit demjenigen der vordern in Zusammenhang.

Die Gefässe der Membrana capsularis, pupillaris und der Äquatorialzone liegen frei, ohne mesodermale Umhüllung, auf der Linsenkapsel, umspült von der Flüssigkeit des Auges (Kessler). Ihre grösste Ausdehnung erhält das Gefässsystem der Linse im 7. Monat, um welche Zeit die Rückbildung beginnt. Das gesamte, vielverzweigte und ausgebreitete Gefässnetz, welches den Glaskörper durchsetzt, und an der Linse eine Mächtigkeit erreicht, die zur Erwartung eines bleibenden Bestandes zu berechtigen scheint, ist dennoch dem vollständigem Untergang geweiht. — Glaskörpergefässe giebt es bei Fischen, ungeschwänzten Amphibien und Schlangen. — Bei den Embryonen aller Wirbeltierklassen (mit Ausnahme der geschwänzten Amphibien), dringt in den Augenbecher, von der ventralen Seite her, eine Gefässschlinge, mit einem zuführenden dorsalen und einem abführenden ventralen Schenkel. Das Schicksal dieser Schlinge ist verschieden; bei dem Hühnchen erhebt sie sich nicht über den Boden des Glaskörperraumes, ein Teil obliteriert, der andere wird zur

Arteria pectinis. Ähnlich ist das Verhalten bei den Reptilien; bei dem Hecht wird aus diesem Gefäss die Arteria hyaloidea, aber sie breitet sich nahe der Eintrittsstelle des Opticus in mehrere Äste aus, die in den Glaskörper sich verbreiten.

Litteratur: Kessler, Die Entwickelung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig 1877. — van Bambecke, Ann. Soc. de Med. de Gand. Tom. 50. 1879. — Becker, O., Zur Anatomie der gesunden und kranken Linse. Wiesbaden 1883. 4°. — v. Kölliker, Festschr. zum Jubiläum der Univ. Zürich. 1883. 4°. — Virchow, H., Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35; und Verhandl. der phys.-med. Gesellsch. in Würzburg 1881. — Schulze, O., Festschr. f. Kölliker. 1892.

Der Glaskörper, Corpus vitreum.

Der Glaskörper entwickelt sich in dem Hohlraum zwischen der Linse und der Retina. Dieser Raum ist anfangs eng, weil die Linse dicht an der Retinalamelle liegt (Fig. 342 *B*). Aber der Augenbecher vergrössert sich nach und nach und damit vermehren sich namentlich durch Einwanderung die schon früher vorhandenen Mesodermzellen. Auch eine Blutgefässschlinge dringt ein; im Anschluss an sie und an das Mesoderm entstehen neue Gefässe. Dazwischen taucht jene bekannte glashelle Substanz des Glaskörpers auf, welche namentlich am Rande fixe Bindegewebszellen und Leukocyten enthält. Eine festere Grenzschichte entsteht später, sie ist nur vorn, im Bereich der Zonula ciliaris (Zinni), dagegen nicht im Hintergrund des Bulbus nachweisbar. Die Gefässe des Glaskörpers sind bereits erwähnt. In dem letzten Monat des Embryonallebens bildet sich die Arteria hyaloidea zurück, nur ein schwer erkennbares Rudiment bezeichnet den früheren Weg: ein mit Flüssigkeit erfüllter Hohlkanal, Canalis hyaloideus (Cloquet).

Die Arteria hyaloidea kann teilweise persistieren; ein grau durchscheinender Zapfen soll dann aus der Opticuspapille hervorragen. Die Grenzschichte des Glaskörpers wird auch „Membrana hyaloidea“ genannt; diese Bezeichnung wird wiederholt bestritten, weil keine „Membran“ vorhanden ist, welche der geläufigen Vorstellung einer solchen entspricht. Verwechslungen mit der Membrana limitans interna, die häufig mit dem Glaskörper verklebt ist, sind bei der Untersuchung zu vermeiden. Die fixen Zellen im Glaskörper von Säugetierembryonen sind sternförmig, bei Cyprinoiden besonders charakteristisch. — Die Zonula ciliaris (Zinni) ist bei dem viermonatlichen Fötus noch nicht entwickelt. — Angeborene Spaltungen in der Linse, im Glaskörper und in der Iris stehen nicht mit phylogenetischen, sondern mit pathologischen Einflüssen im Zusammenhang. — Abgesehen von den Gefässen der Membrana pupillaris soll keine Mesoderm auf der vordern Fläche der Linse vorhanden sein, auch keine mesodermalen Zellen, wohl aber eine strukturlose Schichte (Cornea propria Kessler), die von ihm besonders beim Hühnchen betont wird. Auf der Fig. 349 schliesst die Iris auf dem vordern Linsenpol scharf ab.

Zonula ciliaris.

Weitere Entwickelung des Augenbechers; fötale Augenspalte und Retina.

Der Augenbecher besitzt eine weite Öffnung, welche von der jugendlichen Linse nicht vollständig ausgefüllt wird. Es ist deshalb zwischen

ihr und Becherrand eine Spalte, durch welche Mesoderm in die Tiefe bis zum Bechergrund, zur Herstellung des Glaskörpers hineindringt. Der Becherrand wird im Laufe der Entwickelung an einer Stelle durch eine Rinne eingebuchtet, welche fötale Augenspalte heisst. Sie befindet sich an der unteren (kaudalwärts) gerichteten Wand, läuft dem Stiel entlang und ist hier eine Halbrinne (Fig. 346), die anfangs seicht ist, später jedoch mehr und mehr vertieft wird. Wie die fötale Augenspalte, als Rinne des Augenbechers, eine doppelte Wand besitzt, so auch die Rinne auf dem Augenblasenstiel. Sie schliesst sich unter normalen Verhältnissen vollkommen; nur ein heller Streifen deutet noch kurze Zeit auf die Verwachsungsstelle, denn das Pigment in der Lamina pigmenti lagert sich dort erst später ab. Mit dem Verschluss der Spalte entwickelt sich der Glaskörper selbständig weiter, an dem Stiel bleibt die

Arteria centralis retinae.

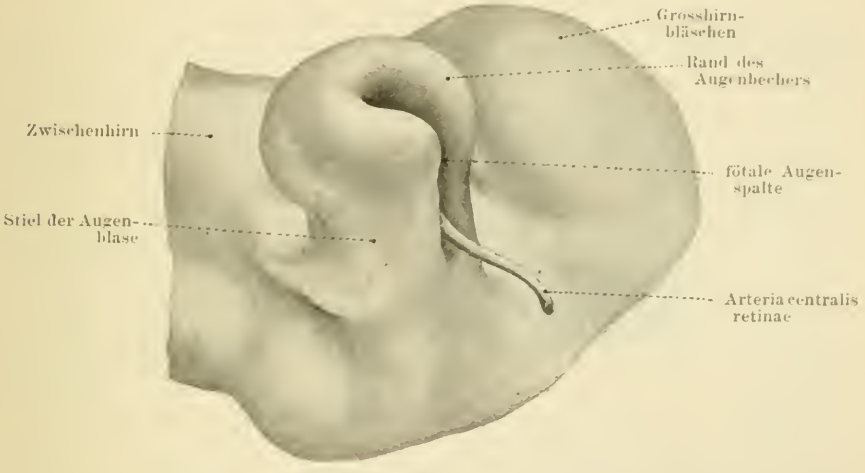


Fig. 346.

Augenbecher mit Augenspalte auf dem Augenstiel von unten gesehen, von einem menschlichen Embryo von 6,9 mm Nackenlänge, etwa 4 Wochen alt. Die Arteria centralis retinae ist nach dem Verhalten bei einem menschlichen Embryo von 6 Wochen eingezeichnet.

Rinne längere Zeit offen; eine kleine Arterie legt sich hinein (Fig. 346), welche später eingeschlossen wird: Arteria centralis retinae. Noch bis zur Mitte des zweiten Monats bleibt die Rinne erkennbar; nach ihrem Verschluss ist die Nahtstelle nur an dem Eintritt der Arterie erkennbar. Die fötale Augenspalte ist die Wiederkehr einer tierischen Bildung (Theromorphie); denn sie kommt auch bei den Fischen vor, bei denen ebenfalls Mesoderm eindringt und der Processus falciformis entsteht, eine die Retina durchsetzende, gefässreiche Sichelfalte (Campanula Halleri), welche bis zur Linsenkapsel sich ausdehnt.

Bei den Eidechsen zeigt sich dieselbe Erscheinung: Mesoderm dringt in die fötale Augenspalte ein und bildet Falten (Choroidealfalten), welche dem Sichelfortsatz des Fischauges entsprechen. Sie treten auch im Vogelauge auf

Pecten. als „Pecten“. Die Stelle der fötalen Augenspalte ist auch nach dem Verschluss noch einige Zeit als ein pigmentloser Streifen aufzufinden. Bei dem Hühnchen dringt das Mesoderm zur Bildung des Pekten am 5. Tage der Bebrütung in das Auge hinein. Am 7. Tage ist der pigmentlose Streifen nur noch schwach vorhanden, am 6. Tage fängt er an zu schwinden. Von Schlangen erhalten Boa constrictor und die Viper ein kleines Pekten (Hulke).

Die fötale Augenspalte hinterlässt in abnormen Fällen bei dem Menschen Spuren in Form eines hellen, pigmentfreien Streifens. Um die 7. Woche verschwindet er in der Regel, er kann aber erhalten bleiben; der Lamina pigmenti fehlt dann an einer Stelle der schwarze Farbstoff; die Chorioidea zeigt aber für gewöhnlich keine Unterbrechung; der Name Chorioidealspalte, der früher jenem Streifen gegeben wurde, ist als falsch zu beseitigen.

Stellungsänderungen der Augenblasen. Die Augenblasen stehen sich anfangs direkt gegenüber (Winkel von 180°) (Fig. 347) wie bei den Fischen; sie liegen später nach vorn (nasalwärts); in der 6. Woche beträgt der Winkel der beiden Augenachsen etwa 90°, im Laufe des 3. Monats noch weniger. Durch diese Stellungsänderungen kommen die früher dorsal gerichteten Abschnitte der Augenblasen seitlich, und früher vordere Abschnitte rücken medial. Die excentrische Insertion des Sehnerven ist aus der Anfangsstellung ableitbar. — Die Augenblasen verschieben sich aber nicht bloss nasalwärts, sondern rücken gleichzeitig auch nach unten. Noch gegen Ende des ersten Monats liegen sie dem Zwischenhirn dicht an; in der 5. Woche befinden sie sich tiefer und am Ende des zweiten Monats unterhalb des Rhinencephalon.

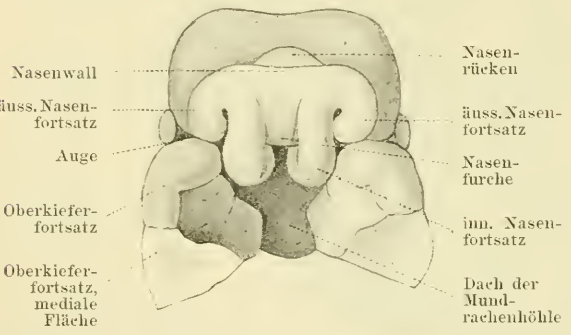


Fig. 347.

Menschlicher Embryo. Kopf von vorn, Mundrachenhöhle geöffnet durch Wegnahme des Unterkieferbogens, die Augen quer gegenüber. Rekonstruktion. Nach His.

Die Retina.

Die Retina entsteht aus der inneren Wand des Augenbechers, welche so lange gefässlos bleibt, bis die Arteria centralis retinae sie erreicht. Bis dahin zeigt die Retina nur zwei Schichten, eine breite Kernzone, welche an die spätere Membrana limitans externa und eine kernfreie Zone, welche an die spätere Limitans interna stösst. In der Nähe der Limitans externa treten zuerst Mitosen auf, deren Teilungsebene zumeist senkrecht zu der Limitans stehen. Wie in dem Gehirn und Rückenmark so treten auch hier Spongioblasten und Neuroblasten auf. Die Spongioblasten liefern durch Auffaserung ihres Protoplasma die Stützfasern, welche Fäden nach innen und aussen senden; sie bilden die Membrana limitans interna und externa. Die Externa hat zahlreiche Öffnungen, weil sich die Faserenden nicht verbreiten wie diejenigen der

Interna. — Neuroblasten finden sich bald in verschiedenen Schichten der jugendlichen Retina; sie senden ihre Ausläufer nach dem Augenstiel hin, sind anfangs spindelförmig wie jene des Rückenmarkes und liefern zunächst den Nervenfortsatz, dann sprossen aber auch Dendriten aus dem Zellkörper hervor. Die Entwickelung dieser Neurone schreitet von der Area centralis aus nach der Peripherie hin fort. An der Ora serrata hört die Entstehung der Neuroblasten auf, die Entstehung der Spongioblasten rückt aber darüber hinaus weiter bis auf die Corona ciliaris und die hintere Fläche der Iris. Die Stäbchen und Zapfen stammen aus der äusseren Schichte der jugendlichen Retina; sie entstehen dort bei dem menschlichen Fötus um das Ende des 5. Monats (Falchi). Unter allen Teilen der Netzhaut entwickeln sich die perzipirenden Elemente am spätesten. Bei Katzen und Kaninchen erst nach der Geburt (M. Schultze).

Bei der Entwickelung der Stäbchen werden die Kerne der an der Limitans externa liegenden Zellen länglich und nehmen die Gestalt eines feinen kurzen Stäbchens an. An dem äussern Ende haben sie einen kleinen Anhang protoplasmatischer Zellsubstanz und an dem innern einen blassen Fortsatz, der sich in ein Reticulum hineinbegiebt, in welchem er sich auch in Fäden teilt. Dieses Netzwerk repräsentiert die Anlage des Stratum reticulare externum. Bei fortschreitender Entwickelung dringen die Stäbchen durch siebförmige Öffnungen der Membrana limitans hindurch, nach der Pigmentlamelle hin. Die Zapfen gehen aus Zellen mit ovalen Kernen hervor, welche dick und lang werden. Am innern Ende haben die Kerne einen blassen Fortsatz, der sich in dem erwähnten Netzwerk in Fäden auflöst und an dem äussern Ende einen Protoplasmaanhang; auch sie gelangen, wie die Stäbchen, an die Membrana limitans externa, durchsetzen dieselbe und legen sich an die Pigmentlamelle.

Die Area centralis ist der Ausgangspunkt für die Bildung der Zapfen- und Zwischenkörnerschichte; sie bildet sich nach Schluss der Augenblasenspalte. Im Anfang des 5. Monats ist die Area gut entwickelt; eine eigentliche Vertiefung, eine Fovea centralis entsteht erst vom 7.—8. Monat an und zwar von der innern Retinafläche beginnend unter allmählicher Verdünnung und Ausbuchtung der einzelnen Teile (Chievitz). Die Area centralis kommt bei Vertretern aller Wirbeltierklassen vor. Ihr Ausbildungsgrad zeigt grosse Unterschiede, welche in keiner nachweisbaren Verbindung mit den Verwandtschaftsbeziehungen der Tiere stehen. — Eine tiefe Fovea findet sich bei dem Menschen, den Affen, vielen Vögeln, unter den Reptilien beim Chamäleon. Bei den Amphibien ist sie schwach angedeutet, bei einigen Fischen (Hippocampus, Syngnathus) stark ausgebildet. — Die Fovea centralis bildet sich erst, nachdem die Area einen gewissen Entwickelungsgrad erreicht hat. Die Pigmentlamelle hat im 3. Monat eine auffallende Dicke in der Region des Corpus ciliare und der Iris; vom Eintritt des Opticus bis zur Ora serrata besteht sie nur aus einem einschichtigen kubischen Epithel. Die ersten Pigmentkörnchen erscheinen am Becherrand schon in der 2. Woche; sie entstehen wie in andern Pigmentzellen aus dem Protoplasma der Zelle und sind längliche, feine, ovale Stäbchen. In der Region des Corpus ciliare und der Iris bilden die beiden Blätter des Becherrandes eine dickwandige Falte (Fig. 344), die keinerlei Unterbrechung zeigt. Wahrscheinlich erhält sich dieser

Zusammenhang bis zur Geburt, vielleicht durch das ganze Leben. — Bei dreimonatlichen Embryonen ist eine dreifache Schichtung der Retina unterscheidbar: eine Nervenfaserschichte, eine Schichte mit runden Kernen und eine mit ovalen und spindelförmigen Kernen. Die Nervenfaserschichte erreicht ihren grössten Durchmesser an der Papilla nervi optici. In der Nähe der Pars ciliaris retinae ist die Differenzierung noch unvollkommen. An der Irisanlage verjüngt sich das retinale Blatt zu einer 2—3schichtigen Lamelle, welche in das Pigmentepithel kontinuierlich übergeht (Fig. 344).

Gefässe der Retina. Das Gefässnetz der Retina entwickelt sich von der Arteria centralis retinae aus auf folgende Weise: Zunächst breitet sich innen ein Zellennetz auf der gefässlosen Retinalamelle aus, das als zarte Membran, Membrana vasculosa retinae isolierbar ist. Dieses Zellennetz wird von der Arteria centralis retinae aus allmählich kanalisiert und also für die Strömung des Blutes durchgängig gemacht. Durch die Entwickelung der Nervenfortsätze, der Spongioblasten, und das Ausbreiten der Nervenfasern auf der innern Retinafläche, wird dieses oberflächlich liegende Gefässnetz in die Tiefe der Faserschichte verlegt, ein Vorgang, der sich von der Papilla nervi optici aus in gleichmässig fortschreitender Richtung vollzieht. Von diesem Gefässnetz der Faserschichte wachsen Gefässsprossen in die Schichte der Ganglienzellen und bilden ein tiefer liegendes Kapillarsystem, das bis zur innern Körnerschichte vordringt; seine Herstellung beginnt bei dem Menschen zwischen dem 3.—6. Monat. Die Retina ist bei dem 6. monatlichen Fötus bis zur Ora serrata gefässhaltig. Das Zellnetz an der Limitans interna, das sich in ein Gefässnetz im Anschluss an die Area centralis retinae umwandelt, haben schon F. Arnold und R. Virchow gesehen. H. Müller hat die Beziehungen zur Retina und ihrer Arterie festgestellt. Die Kanalisierung des Netzes läuft in kurzer Zeit ab; bei dem Schweinsembryo von 8 cm bis 20 cm Länge, bei dem Schaf noch schneller. Bei den blindgeborenen Tieren, Hunden und Katzen, ist ein Teil der Netzhaut noch nicht vaskularisiert. — Bei vielen Säugetieren bestehen neben den Gefässen aus der Arteria ciliaris retinae noch cilio-retinale Gefässe, welche aus den Arteriae ciliares breves stammen. Sie sind bei dem Hund, der Katze, dem Fuchs, dem Seehund und dem Eichhörnchen beobachtet. Bei Wiederkäuern, beim Schwein und bei Nagern sind sie schwach entwickelt. Die Retina kann also einen doppelten Blutzufluss besitzen. Auch bei dem Menschen kommen abnormerweise cilio-retinale Gefässe vor.

Cilio-retinale Gefässe.

Bei manchen Säugetieren fehlen Netzhautgefässe überhaupt; sie werden als „anangische Netzhäute“ bezeichnet, worunter jedoch auch solche mit inbegriffen sind, bei denen die Ausbildung der Gefässe mangelhaft ist. Bei dem Meerschweinchen ist der Defekt besonders stark. Bei dem Kaninchen und dem Pferd kommt die Gefässausbreitung nur in einem kleinen an die Papilla nervi optici angrenzenden Bezirk zur Entwickelung. Die Annahme, dass Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel eine anangische Netzhaut besitzen (Hyrtl, H. Müller), wird neuestens bestritten. Die bisher als Gefässe der Hyaloidea beschriebenen Bahnen liegen vielmehr in der Retina, sind bedeckt von der Membrana limitans interna, und verlaufen zwischen den verbreiterten Enden der Radialfaserkegel. — Embryologie wie vergleichende Anatomie zeigen die Gefässe des Glaskörpers in rückschreitender, die Gefässe der Netzhaut dagegen in fortschreitender Entwickelung. Allein es herrschen innerhalb dieser grossen Regel viele Varianten; so sind innerhalb der Klasse der Fische, der Amphibien und Reptilien bald die Netzhautgefässe, bald jene

Anangische Netzhäute.

des Glaskörpers in der Oberhand. In den von den Reptilien abgezweigten Seitenlinien der Vögel fehlen die Netzhautgefässe. Bei den Säugetieren, welche direkt an die Reptilien anschliessen, entwickeln sie sich in hohem Grade.

Schultze, Max, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3. 1863. — Kessler, a. a. O. — Falchi, F., Arch. f. Ophthalmol. Bd. 34. Abteil 2. 1888. — Mall, F., Journ. of Morph. Vol. 8. 1893. — Schultze, O., a. a. O. — Chievitz, Arch. f. Anat. 1889—91

Entwickelung der Chorioidea und Iris, der Sklera und Cornea.

Die sekundäre Augenblase wird von dem Kopfmesoderm eingeschlossen. Ursprünglich fehlt freilich vorn, an der Stelle der Invagination des Linsensäckchens das Mesoderm, ebenso hinten, dort wo der Augenblasenstiel an den Augenbecher herantrit (Fig. 343). Allein bald wird das Ektoderm von der Linsenoberfläche weggedrängt durch eine anfangs dünne mesodermale Kapsel, welche rasch an Umfang und Dicke zunimmt; dann ist eine Differenzierung in zwei Schichten zu erkennen, in eine innere, die Anlage der Chorioidea (Ende der 6. Woche), und in eine äussere, die Anlage der Sklera und Cornea.

Die Anlage der Chorioidea erstreckt sich anfangs nur bis auf die vordere Linsenfläche. Auf dem Querschnitt (Fig. 344) stellt das Mesoderm einen Keil dar, der sich gegen den Pol der Linse scharf zuspitzt, von der Fläche betrachtet einem durchsichtigen Ring vergleichbar, der die erste Form des Irisstroma repräsentiert. Pigmentzellen fehlen noch im Bereich der Chorioidea vollkommen: sie treten erst im 7.—8. fötalen Monat auf, dagegen finden sich weite Kapillaren, welche dem Irisstroma folgen. Die innere Grenze der Chorioidea ist scharf gezeichnet durch die Lamina pigmenti (Fig. 349), die äussere Grenze durch kleine Spalträume, die sich später sehr ansehnlich gestalten und den perichorioidealen Raum darstellen. Er wird stets von mesodermalen Zellen und Fasern durchzogen (Fig. 349).

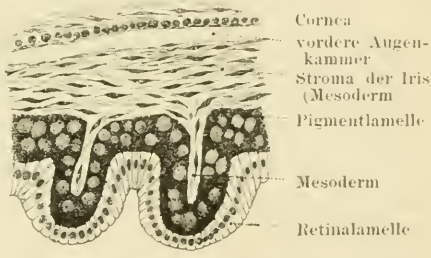


Fig. 348.

Zwei Processus ciliares eines menschlichen Embryo. Im Durchschnitt; die embryonale Zusammensetzung der Ciliarfortsätze darstellend. 200 mal vergr. Nach Krischewski, Diss. Würzburg 1894.

Wie weit der perichorioideale Raum nach vorn reicht, ist noch nicht festgestellt. Auf Grund der Anlage der vorderen Augenkammer bei Säugern ist zu vermuten, dass er auch bei dem Menschen an dem Cornea-Skleralwulst endige. Die vordere Augenkammer entsteht bei dem Kaninchen und dem Schweine unabhängig von dem perichorioidealen Raum, ja ist sogar früher als dieser letztere vorhanden. Auch an dem von Kölliker beschriebenen menschlichen Embryo von 21 mm Länge ist zwar die vordere Augenkammer vorhanden, aber der perichorioideale Raum fehlt noch.

Iris und Corpus ciliare entstehen aus einer doppelten Anlage, aus einer retinalen und aus einer chorioidealen Platte. Die retinale Platte geht aus dem Rand des Augenbechers hervor, der aus der embryonalen Retina und der Lamina pigmenti hergestellt wird; die chorioideale Platte besteht aus jenem Teil des Kopfmesoderm, das die Chorioidea aufbaut, den Rand des Augenbechers bedeckt (Fig. 344), als primäre Iris auf den vorderen Linsenpol sich erstreckt, und später auch das Corpus ciliare mit mesodermalen Elementen durchsetzt und überzieht (Fig. 348).

Iris. Der Rand des Augenbechers besteht aus einer Falte, welche durch den direkten Übergang der retinalen Lamelle in die Pigmentlamelle gebildet wird. Diese Falte (Figg. 343, 344, 349) wächst, ohne sich zunächst weiter zu verändern, gegen den vordern Linsenpol hin. Das retinale Blatt ruht dabei auf der vordern Linsenfläche, das Pigmentblatt wird bedeckt von Mesoderm. Das Wachstum geschieht so gleichmässig, dass sich allmählich von dem Äquator der Linse her eine ringförmige Zone des Augenbecherrandes über die Linse hinwegzieht (Fig. 344) jedoch ein rundes Loch frei lässt, das Sehloch oder die Pupille. Der Umschlagsrand der beiden Lamellen des Becherrandes (Fig. 344) heisst auch Ciliarteil der sekundären Augenblase, denn in ihm entstehen zahlreiche kurze Falten, die parallel zueinander gestellt, in radiärer Richtung den Linsenäquator umgeben (Fig. 348) und den Ciliarkörper herstellen, der aus der Anatomie bekannt ist. Diese Falten bestehen aus den beiden Lamellen des Becherrandes, also aus der Pigmentlamelle, die im Bereich der späteren Processus ciliaris drei Zellenschichten aufweist und aus der darunterliegenden Lamelle der Retina, welche cylindrische ungefärbte Zellen besitzt. Jede dieser Falten des Corpus ciliare (Fig. 348) ist aus einem ab- und einem aufsteigenden Faltenblatt hergestellt, beide anfangs nur durch einen kleinen Zwischenraum getrennt, in den sich jedoch Mesoderm einsenkt, das von jener inneren Schichte stammt, welche die sekundäre Augenblase bedeckt, die Chorioidea liefert und schon sehr früh reich ist an Blutgefässen. Mit dem Mesoderm dringen in den Zwischenraum der Falten auch Blutgefässe, welche später einen Teil der Kapillaren des Processus ciliaris liefern.

Die retinale Lamelle der Iris, welche anfangs pigmentlos ist, färbt sich später gleichfalls. Bei dem menschlichen Fötus von acht Monaten bestehen zwei schwarze Zellenschichten. Das Mesoderm spielt bei der Entstehung der Iris und des Corpus ciliare eine hervorragende Rolle, welche mit Sicherheit festgestellt werden kann. Diejenigen Teile der Uvea, welche von dem Augenbecher und dadurch mittelbar von dem Gehirn geliefert werden, sind durch eine besondere Beschaffenheit der Zellen, durch Pigment und durch den Zusammenhang mit der Retina deutlich gekennzeichnet. Das Irisstroma ist eine Zuthat von Mesoderm, die zu der Pigment- und der Retinalamelle hinzukommt

und weder aus der einen noch aus der andern Lamelle hervorgeht. Die histologische Differenzierung der Gewebe ist an dieser Stelle längst vollzogen. Im Anfang ist diese mesodermale Schichte freilich sehr dünn. Bei dem menschlichen Embryo von 10,2 mm (fünfte Woche) ist sie aber vorhanden (Fig. 343) und enthält gleichzeitig auch diejenigen Schichten, aus denen später die Cornea entsteht. Sobald der Rand des Augenbechers bis zu der Mitte der Linse vordringt, verbindet sich ein Teil des Mesoderm mit den beiden Lamellen des Augenbechers, wird zu dem Stroma der Iris, während der übrige Teil sich trennt, und als Cornea an das Ektoderm sich anlegt. Auf der Fig. 344 ist diese den Becherrand bedeckende mesodermale Schichte dargestellt in dem Beginn ihres deutlich von der Umgebung abgegrenzten Verlaufes.

Die Beziehungen des Kopfmesoderm zu dem Ciliarteil der sekundären Augenblase sind verwickelter. Das Mesoderm dringt, wie schon erwähnt, in die Falte eines jeden Processus ciliares hinein (Fig. 348), wächst dort, drängt den auf- und absteigenden Schenkel auseinander und bildet jenes Stroma, in welchem die Gefässe des Ciliarfortsatzes

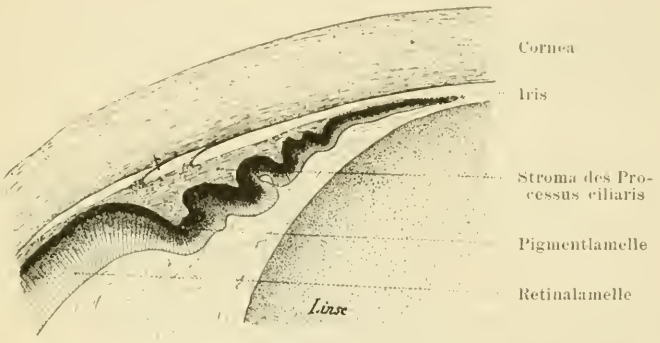


Fig. 349.

Schnitt durch das Auge eines 4monatlichen menschlichen Embryo, genau in der Augenachse. Die vordere Augenkammer bildet eine schmale Spalte. Sie ist von der Linse getrennt durch den in der Entwickelung fortgeschrittenen Ciliarfortsatz und seine Fortsetzung, die Iris. Nach Krischewsky. † Lig. iridis pectinatum.

verlaufen. Auf die äussere Oberfläche desselben lagert sich sodann Mesoderm, wodurch vor allem der Tensor chorioideae zur Differenzierung kommt; seine Verbindungen mit der Sklera sind von der frühesten Zeit vorhanden, denn die Kopfplatten bilden zuerst eine zusammenhängende mesodermale Schichte, aus der sich erst bestimmte Abschnitte herausbilden. Die Chorioidea und die Sklera sind als Teile der Kopfplatten von Anfang an in dem innigsten Zusammenhang und so ist auch ihre Verbindung mit dem Tensor chorioideae von Anfang an gegeben.

Die Iris besitzt auf der vorderen Fläche einen Endothelüberzug, der auch hier, wie überall bei Embryonen, aus jenen mesodermalen Zellen hervorgeht, welche die vordere Begrenzung der Augenkammer darstellen.

Die Sklera geht aus der äusseren Schichte der mesodermalen Kapsel hervor, welche schon frühe ein festeres Gefüge von Zellen zeigt.

die dicht aneinander liegen, kleine Kerne besitzen und arm an Kapillaren ist. Aus dieser Schichte des Kopfmesoderm entstehen Cornea und Sklera. Soweit der Augapfel innerhalb der Kopfplatten liegt, ist zunächst keine Abgrenzung der Sklera gegen die weitere Umgebung bemerkbar, dagegen dort, wo das nämliche Gewebe an dem vorderen Pol der Linse vorbeizieht. Schon in der 9. Woche (Fig. 344) ist eine dünne Cornea erkennbar, in Fig. 345 ist sie vollkommener ausgebildet.

Die Cornea entwickelt sich aus dem Kopfmesoderm, das zwischen Linse und Ektoderm hineinwächst und beide voneinander trennt; es stellt zunächst eine dünne Schichte von 14—15 μ dar. Später (Fig. 344) spaltet sich dieses Mesoderm, so dass ein Teil mit dem Ektoderm in Verbindung bleibt und in seiner weiteren Entwickelung die Cornea darstellt, während der andere, wie soeben geschildert wurde, sich mit dem Ciliarteil des Augenbechers verbindet. Die Spalte zwischen beiden Mesodermschichten stellt die vordere Augenkammer dar; sie ist von mesodermalen Zellen begrenzt, welche später endothelialen Charakter erhalten. An dem Iriswinkel ist zunächst von einem Ligamentum iridis pectinatum und einer Membrana elastica posterior nichts zu sehen (Fig. 344). Die freiliegende Cornea ist um diese Zeit stark gewölbt und ragt zwischen den Lidwülsten auffallend hervor (Corneawulst), im Gegensatz zu der später mehr flachen Wölbung; doch scheint dieses Verhalten nicht regelmässig zu sein. Cornea und Sklera sind anfangs gleich beschaffen; im 4. Monat wird die erstere etwas durchsichtig und auch dicker und in weiterer Ausbildung ordnen sich ihre mesodermalen Zellen unter Abplattung in konzentrische Schichten. Die Zellen hängen durch längere oder kürzere Ausläufer miteinander zusammen, wodurch die Grundsubstanz nun gleichfalls in Form von konzentrischen Schichten erscheint.

Corneawulst.

Die Entstehung der Membrana elastica anterior und posterior[1]) ist wohl auf das Mesoderm zurückzuführen; dafür sprechen die durch Vergleichung gewonnenen Erfahrungen. — Im dritten Monat ist der Cornea-Skleralwulst bereits vorhanden. Die Sklera geht dabei ohne scharfe Grenze in die Cornea über. Das Cornealepithel besteht aus zwei Zellenlagen, dem basalen Cylinderepithel und dem oberflächlichen Plattenepithel. — Blutgefässe dringen vom Rande her ein, wenden aber nach kurzem Verlauf schlingenförmig um.

Die vordere Augenkammer tritt bei einem menschlichen Embryo von 21 mm Länge (Anfang des dritten Monats) schon deutlich hervor (Fig. 344), im vierten Monat ist sie eng und spaltförmig. Solche Änderungen können mit dem Wachstum der Linse zusammenhängen, welche um diese Zeit sehr an Umfang zunimmt und kugelig wird. Die spaltförmige Beschaffenheit ist auf der Fig. 349 besonders ausgeprägt. Doch ist die Entwickelung dieser Kammer an menschlichen Embryonen noch nicht genügend untersucht. Der Iriswinkel (Angulus iridis) ist bei dem ersten Auftreten der vorderen Augenkammer glatt, noch ohne jene mesodermalen Gewebszüge, welche später von der Iris zu der Cornea ziehen (Figg. 344 und 349), als die ersten Zeichen

Iriswinkel.

[1]) Die letztere heisst auch Membrana Descemetii.

der Entstehung des Ligamentum iridis pectinatum. Bei dem Rind sind sie genauer verfolgt, ebenso ist die Stelle bekannt, an der jene Lücken entstehen, die in ihrer Gesamtheit die Bezeichnung Canalis Fontana erhalten haben. Es herrscht in all diesen Einzelheiten mancher Wechsel; auch z. B. in der Grösse der Lücken; auch die Stärke des Ligamentum iridis pectinatum ist sehr verschieden (Ayres). Canalis Fontana.

Die vordere Augenkammer hängt durch die Pupille, sofern die Pupillarmembran ausser Betracht bleibt, mit dem grossen Glaskörperraum zusammen, weil im vierten Monat noch keine Zonula ciliaris und damit noch keine hintere Augenkammer vorhanden ist (Fig. 349). Erst mit der Entwickelung des Strahlenbändchens wird die hintere Augenkammer abgeschlossen. — Der Schlemmsche Venenkranz liegt an der Übergangszone der Cornea zur Sklera. Er ist einfach, teilt sich aber auch stellenweise in mehrere Gänge.

Iwanoff und J. Arnold in Gräfe und Sämisch, Handbuch. Bd. 1. Leipzig 1874. — Manz, ebenda. Bd. 2. 1876. — Leuckart, ebenda Bd. 2. — Arnold, J., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges. Heidelberg 1874. 8°. — Krischewsky, Inaug.-Diss. Würzburg 1894.

Die Entwickelung der Hülfsorgane.

Die Lider, Palpebrae. Die Cornea des embryonalen Auges liegt in der ersten Woche vollkommen frei, denn Lider fehlen (Fig. 350); sie

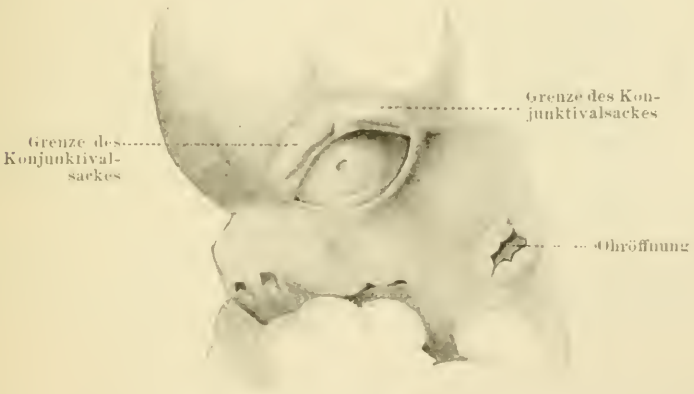


Fig. 350.

Auge eines menschlichen Embryo von der 7. Woche, 20 mal vergr. Das Auge noch ohne Lider.

entstehen bei Säugetier und Mensch als ein ringförmiger Wulst. Das obere Lid wird von der Umhüllung des Grosshirnbläschens geliefert, das untere von dem Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens; am inneren Augenwinkel legt sich noch der seitliche Stirnfortsatz an. Bei menschlichen Embryonen von 14—16 mm Länge erscheinen die Lider als zwei Bogenlinien (Fig. 350): bei 21 mm sind sie schon ansehnlich geworden (Fig. 344), doch noch so kurz, dass das Auge weit geöffnet ist. Im 3. Monat bedecken sie die Cornea vollständig und sind durch ein epitheliales Zwischengewebe miteinander verbunden. Von der Nahtstelle

aus entwickeln sich die Wimperhaare mit Talgdrüsen und die Meibomschen Drüsen nach demselben Modus wie an anderen Stellen der Haut. Mit dem Verschluss der Lidspalte ist ein Conjunctivasack im vollen Sinne des Wortes entstanden, der zwischen dem Bulbus und den Lidern als ein spaltförmiger Raum ausgebreitet ist. Die Epithelschicht zeigt anfangs keinen Unterschied mit jener der Oberfläche oder des Bulbus; sie besteht aus zwei Zellenlagen, dem basalen Cylinder- und dem oberflächlichen Plattenepithel. Allein später ändert sich dieses Verhalten und führt zur Bezeichnung einer Conjunctiva palpebrarum und Conjunctiva bulbi, welche beide in dem Fornix eine „Umschlagsfalte" besitzen (Fig. 344). Sie werden als Schleimhaut der äusseren Bedeckung der Lider gegenüber gestellt. Kurze Zeit vor der Geburt kommt es zur „Lösung der Augenlider".

Meibomsche Drüsen.

Die erste Anlage der Wimpern beginnt bei dem menschlichen Embryo des vierten Monates. Die Meibomschen Drüsen erscheinen später (sechster Monat) als solide Epidermissprossen, in welchen jedoch ziemlich bald centrale Höhlungen auftreten. Von den Haarbälgen entwickeln sich Kanäle, welche gegen die vordere Lidfläche hin die Lidhaut durchbohren und durch ihre Vermehrung die Verbindung der Lider allmählich lösen. Da etwas ähnliches auch von seiten der Meibomschen Drüsen geschieht, wird schliesslich die Lösung der Lider herbeigeführt (Schweiger-Seidel). Mangel der Lider (Ablepharie) für sich, ohne weitere Störungen im Bereich der Augen beruht auf einer Hemmungsbildung, bei der die Lider nur als kleine Wülste, wie in Fig. 350, den Bulbus umrahmen. — Bei vielen Säugetieren geschieht die Lösung der Lider erst einige Tage nach der Geburt (Nager, Carnivoren). Bei manchen Reptilien (Schlangen) wird der Verschluss der Lider ein bleibender, die vor der Hornhaut liegende Lidhaut ist dünn und durchsichtig.

Ablepharie.

Die Nickhaut, Membrana nictitans, stellt sich erst bei menschlichen Embryonen des dritten Monats ein als ansehnlicher Vorsprung, auf welchem Epithelzapfen die Anlage von epithelialen Gebilden der Caruncula lacrymalis einleiten. Die Karunkel selbst ist noch nicht vorhanden.

Der Thränenapparat.

Die Thränendrüse, Glandula lacrymalis, legt sich nach der 9.—10. Woche an. Bei dreimonatlichen, menschlichen Embryonen entstehen epitheliale Schläuche, deren Wand aus einem cylindrischen und einem kubischen Epithel besteht. Mehrere Ausführungsgänge münden in das obere Lidgewölbe. Die Thränenkanälchen, Canaliculi lacrymales entstehen am Ende des 4. Monates und liegen an der inneren Fläche der Bindehaut auf zitzenartigen Erhebungen (Ammon). Im 5. Monat sind die Thränenpunkte vorhanden und die Kanälchen durchgängig (Manz). Ihre Ausbildung hängt zusammen mit derjenigen des Thränennasenkanales, Ductus noso-lacrymalis. Der Ort seiner Entstehung ist durch eine Furche gekennzeichnet, welche vom inneren Augenwinkel zur Nasenhöhle führt, bekannt unter dem Namen der Augennasenrinne (Fig. 186); sie entsteht durch die Aneinanderlagerung des Oberkiefer-

und des äusseren Nasenfortsatzes. Damit ist der Weg vorgezeichnet, den der Thränenkanal im reifen Zustand des Organismus nimmt: von dem inneren Augenwinkel zur Nase. Die tiefe Lage wird durch die Konkrescenz der sich berührenden Teile erreicht, wobei der distale Verlauf so in die Tiefe verlegt wird, dass sein unteres Ende in dem unteren Nasengang mündet. Das Ektoderm, das in die Tiefe der Rinne eingeschlossen wird, spielt dabei eine hervorragende Rolle. Es entwickelt einen aus Ektodermzellen bestehenden Strang (Fig. 351), der sich dann spät zu einem Kanal aushöhlt. Dieser Strang ist also anfangs ohne Höhlung in der Tiefe der Augennasenrinne eingeschlossen, seine Zellen wachsen selbständig und werden auf einer bestimmten Höhe in der Mitte eingeschmolzen, während an dem Rand ihre Abkömmlinge als Epithel des Thränennasenkanales persistieren.

Bei den Amphibien entsteht aus dem Epithelstrang sowohl der Gang als beide Canalieuli lacrymalis. Bei den Eidechsen bildet der ektodermale Strang nur einen Teil des untern Thränenröhrchens und alle übrigen Teile sprossen aus diesem kurzen Stücke. Bei den Vögeln bildet der nämliche Strang den ganzen Kanal und das untere Thränenröhrchen, während das obere als Sprosse des Stranges sich entwickelt. Bei den Schlangen findet sich eine andere Modifikation. Bei dem Schwein entsteht der Ductus nasolacrymalis und das obere Thränenröhrchen direkt aus der Anlage, doch wird die Verbindung mit der Nasenhöhle nicht sofort erzielt, sondern erst später, durch Sprossung des ektodermalen Stranges erreicht. Durch nachträgliche Wucherung entsteht auch das untere blind endigende Thränenröhrchen. Die Entwickelung des Thränenkanales der Amphibien und der höheren Formen hinauf bis zu dem Menschen, die Lage und die Wände desselben sind so übereinstimmend, dass über die Homologie ebensowenig ein Zweifel bestehen kann, wie über die Homologie von Linse, Glaskörper oder Retina. Die zahlreichen Modifikationen des Entwickelungsganges sind nirgends prinzipieller Natur. Der Thränenkanal der Amphibien bildet sich durch Einwachsen eines Epithelstreifens von der Nase bis zum Auge hin, der dann ein Lumen bekommt und sich mit der Nasenhöhle in Verbindung setzt (Born). Dass dieser Epithelstreifen bei den höheren Formen ursprünglich in einer Furche zwischen dem äusseren Nasenfortsatz und dem Oberkieferfortsatz liegt, die sich erst nachträglich schliesst, ist kein Grund, eine Auffassung zu verlassen, welche auch mit den Thatsachen der vergleichenden Anatomie übereinstimmt.

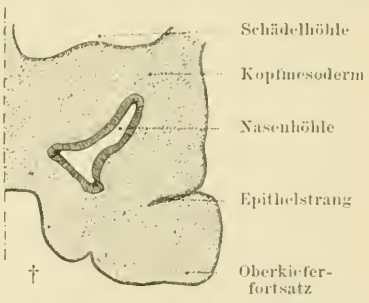


Fig. 351.

Frontalschnitt durch den Kopf eines 12 mm langen menschl. Embryo. Nach Ewetzky. † Mundhöhle.

Die Entwickelung des Thränennasenkanales beginnt um den Anfang der sechsten Woche bei Embryonen von 10—12 mm Nackensteisslänge. Die Fig. 351 zeigt den soliden Strang ektodermaler Zellen, der sich von der Augennasenfurche aus in die Tiefe senkt. Sein laterales Ende bleibt mit dem Epithel des embryonalen Konjunktivalsackes in Verbindung, das nasale er-

reicht später das Epithel der Nasenhöhle, aber es wird oft noch bei Neugeborenen verschlossen gefunden. Dieser Epithelstrang erhält später ein Lumen dadurch, dass die centralliegenden Zellen hell, hyalin, von Karmin nicht mehr gefärbt werden und verschwinden. Bei menschlichen Embryonen von 16 cm Länge sind die Wandungen von einem mehrschichtigen Plattenepithel bekleidet. Ein scharfer, doch nicht prinzipieller Unterschied von den übrigen Säugetieren besteht bei dem Menschen in der Form des ektodermalen Stranges, er ist bei den Tieren dick, bei dem Menschen dagegen dünn. Im vierten Monat soll der Gang stark geschlängelt sein und vom dritten Monat an blinde Aussackungen besitzen (Kölliker). Die Thränenkanälchen entwickeln sich sekundär wahrscheinlich von dem oberen Ende des Ganges aus.

Über die Entstehung der Augenmuskeln siehe das Kapitel „Muskelsystem", S. 292; für den Thränennasenkanal: Born, Morph. Jahrb. Bd. 2. 1876, Bd. 5. 1879. Bd. 8. 1883. — Legal, ebenda. Bd. 8. 1883. — Ewetzky, Arch. f. Ophthalmol. Bd. 34. 1888. — Merkel und Orr, Anat. Hefte. Wiesbaden 1892.

Allgemeine Bemerkungen über das Auge.

Phylogenie des Auges.

Die Chordaten bilden das Auge aus einem Teil der Hirnwandungen. Diese Thatsache hat zu der Vermutung veranlasst, dass die Urform ein durchsichtiges Tier gewesen sei, welches ein paariges Auge in der Tiefe, direkt an dem Gehirn besass, gleich demjenigen der Ascidienlarve (Lankester). Hätte sich dieses Auge bei den höheren Formen der Ur-Wirbeltiere gleichzeitig mit dem vorderen Abschnitt des Gehirns entwickelt, so konnte vom Ektoderm aus ein konzentrisch geschichteter Zellenhaufen dasselbe durch Brechung des Lichtes auf eine höhere Stufe bringen. Die Umwandlung der primären Augenblase in den Augenbecher wäre dann mit der weiteren Ausgestaltung der Linse erfolgt. Allein diese Annahme hat mit der Schwierigkeit zu kämpfen, dass die Stäbchen und Zapfen auf der äusseren Fläche der Retina liegen. Die Ausbildung von lichtperzipierenden Elementen an dieser Stelle ist nur denkbar, wenn die Urform der Wirbeltiere samt der Retina durchsichtig war. Der Pigmentfleck des Amphioxus an dem Vorderhin entspricht dem Postulat des frühesten Beginnes eines Sehorganes in der Schöpfung, denn dieses Tier hat bestimmt das Vermögen, Lichteindrücke wahrzunehmen. Das Auge von Myxine ist eine weitere Stufe in der Entwickelung. Noch fehlen freilich Linse und Iris; eine ansehnliche Schichte von Bindesubstanz und Muskeln liegt sogar vor den lichtempfindenden Teilen, aber dennoch empfindet die Retina, welche bereits manche Eigenschaften dieser perzipierenden Membrane der höheren Vertebraten aufweist. In der Phylogenie des Vertebratenauges liegt also manche Stütze für die Hypothese, dass das Auge ursprünglich von dem Kopfmesoderm bedeckt war und direkt an dem Gehirn lag, aber dann langsam an die Oberfläche der Haut vorrückte und erst später die lichtbrechenden Medien, vor allem die Linse erhielt.

Die Entwickelung des Auges aus einem Teil des Hirnrohres weist ihm eine besondere Stellung an gegenüber den übrigen Sinnesorganen, gerade so wie dem Nervus opticus, allein das Ektoderm bleibt dennoch der Ausgangspunkt

des lichtempfindenden Apparates, wie ja bei allen Sinnesorganen das äussere Keimblatt eine hervorragende Rolle spielt, insofern es die perzipierenden Elemente liefert. Bei dem Auge liegt der Anknüpfungspunkt für die gemeinsamen Züge in der Herstellung der Linse aus dem Ektoderm und in dem wichtigen Umstand, dass auch die Retina wenigstens mittelbar, ektodermaler Herkunft ist, weil sie von dem ektodermal angelegten Hirnrohr abstammt.

Müller, W. (Jena), Über die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbeltiere. Festschr. f. C. Ludwig. Leipzig 1874. — Balfour, vergl. Embryologie, a. a. O. 1880. — Haddon, An introduction to the study of Embryology. 1887.

III. Entwickelung des Gehörorganes.

Das entwickelungsgeschichtliche Material für den Aufbau des Gehörorganes wird geliefert:

1. von dem Labyrinthbläschen:
2. von der ersten Kiemenspalte und ihrer Umgebung.

Zu diesen Gebilden kommt hinzu: der Nervus acusticus mit dem Ganglion vestibuli und dem Ganglion cochleae (Fig. 354); Mesoderm, das sich in verschiedenen Formen der Bindesubstanz umsetzt; lymphatische Räume in Form und Verlauf gleich eigenartig, endlich Muskeln und Knochen, welche in den Dienst des schallleitenden Apparates treten.

Das Labyrinthbläschen.

Das Gehörorgan beginnt mit einer kleinen schalenförmigen Einsenkung des Ektoderm zu beiden Seiten des Medullarrohres an der Grenze des Hinter- und Nachhirns (Fig. 352). Diese Einsenkung, das Labyrinthgrübchen (Remak), schnürt sich von dem umgebenden Hornblatt alsbald vollständig ab und wird dadurch zum Labyrinthbläschen. Damit ist Ektoderm in die Tiefe des Kopfmesoderm versenkt und macht nun eine Reihe von Umwandlungen durch. Die Abkömmlinge der Ektodermzellen vermehren sich und werden auch an jene Stellen verlagert, welche Nervenzweige erhalten. Das Labyrinthbläschen enthält dabei stets eine helle Lymphe, welche sich mit der Zunahme desselben gleichfalls vermehrt und alle die später so verschlungenen Räume erfüllt; sie heisst deshalb Endolymphe. Unterdessen hat sich an dem Bläschen ein Hohlfortsatz nach oben und medial entwickelt, der primäre Ductus endolymphaticus. Demnächst folgt eine verschiedene Ausbildung des übrigen Abschnittes: der obere wird breit, entwickelt die halbkreisförmigen Kanäle und schliesst mit dem Utriculus ab; der untere Ab-

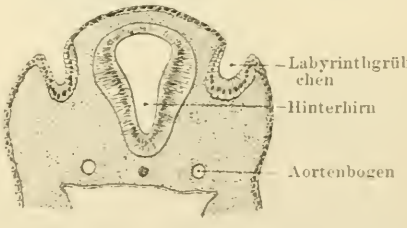


Fig. 352.
Labyrinthgrübchen. Menschlicher Embryo von 2.15 mm Länge, 12 Tage alt.

schnitt liefert die Schnecke und das direkt angeschlossene Säckchen, den Sacculus. Bei dem vierwöchentlichen menschlichen Embryo beträgt die Länge des Ductus endolymphaticus 0,29 mm, die Länge des Labyrinthbläschens 0,81 mm. Von den Bogengängen werden zuerst der obere und hintere angelegt. Sie machen sich als zwei Vorragungen bemerkbar: die Wand des Bläschens wird dabei an den oberen Ecken in Form von flachen Taschen hervorgetrieben (Figg. 353—354), der Rand der Tasche weitet sich aus, während am Ausgangspunkt die beiden Epithelblätter sich aneinander legen. Infolge dieser randständigen Ausweitung erheben sich, allmählich frei werdend, die Bogengänge, bleiben aber an zwei Stellen mit dem ursprünglichen Raum des Bläschens in Verbindung. An diesen Mündungen weitet sich die Ampulle (Ampulla) aus. Das Mesoderm verdrängt die überflüssigen Zellenlager zwischen den Bogengängen und damit sind diese Teile in ihrer charakteristischen Form nahezu vollendet (Fig. 354). Die ebengenannten Bogengänge divergieren nach zwei Richtungen, bleiben jedoch in der Mitte im Zusammenhang, Crus commune. Die gemeinsame Mündung in dem Utriculus ist also eine sehr frühe Einrichtung (Figg. 354 u. 355). — Der laterale Bogengang wird für sich angelegt und macht sich später frei als der obere und hintere (Fig. 353); an ihm lässt sich der obenerwähnte Gestaltungsprozess besonders deutlich verfolgen. Sämtliche Bogengänge, auch der noch unvollkommen entwickelte laterale, besitzen schon eine windschief-S-förmige Krümmung. Bei Embryonen von 22 mm Nackenlänge (Alter etwa zwei Monate) sind die drei Bogengänge frei und zeigen an ihrem Ursprung kleine Erweiterungen, die Ampullen. In jeder derselben kommt es zur Ausbildung einer Nervenendstelle, Crista ampullae. Auffallend ist eine ähnliche ampullenartige Erweiterung an dem nervenfreien Ende der Bogengänge; sie erhält sich an dem lateralen Bogengang, während sie bei dem hinteren verschwindet; solche Erweiterungen kommen schon bei den Fischen vor.

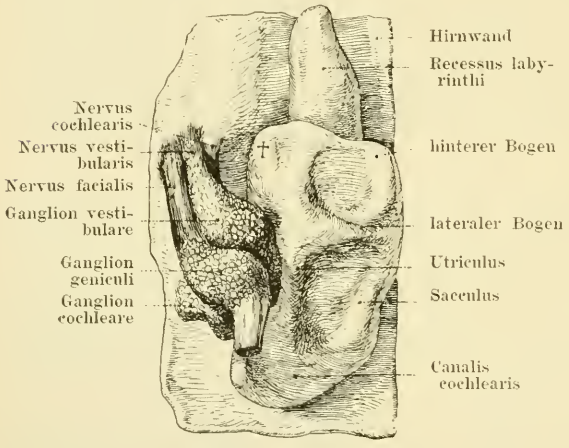


Fig. 353.

Linkes Labyrinthbläschen mit dem Acustico-facialis eines menschlichen Embryo von 10,2 mm Nackensteisslänge, 5. Woche. 40 mal vergr. Nach His d. J. † oberer Bogen.

Das Labyrinthsäckchen trennt sich nach der Anlage der Bogengänge in den Utriculus und in den Sacculus, von denen jeder eine Nervenendstelle erhält: Macula utriculi und Macula sacculi genannt. Von dem Utriculus gehen die halbzirkelförmigen Kanäle aus, von dem Sacculus der Canalis cochlearis samt dem Canalis reuniens. Der Sacculus wird vom Utriculus niemals vollkommen getrennt (Fig. 356), der Zusammenhang bleibt hergestellt durch die gabelig geteilte Ursprungsstelle des Ductus endolymphaticus. Hängen sie also später auch nicht mehr direkt zusammen, so ist dies doch mittelbar, durch den Kanal für die Endolymphe der Fall. Es entsteht auf diese Weise ein Bild, als ob der Hauptgang sich in zwei Röhrchen spalte, von denen das eine in den Sacculus, das andere in den Utriculus führt (Fig. 356), während in Wirklichkeit der Prozess sich umgekehrt abspielt. Der Ductus endolymphaticus entspringt nämlich nicht jener Stelle, an der er schliesslich befestigt ist; er geht anfangs hoch oben von der medialen Wand ab (Fig. 354), rückt dann allmählich tiefer und gelangt endlich an jene Stelle, an der sich Utriculus und Sacculus trennen. Bei der Trennung zieht sich die Mündung des Epithelrohres in die Länge und die Labyrinthabteilungen bleiben durch ein enges Kanälchen unter sich und mit dem gemeinsamen Gang in Verbindung (Fig. 356). Der Ductus, aus Zellen des Labyrinthbläschens hervorgegangen, wird vom Mesoderm umhüllt, das sich schliesslich bei dem Erwachsenen zu einer Tunica propria verdichtet. Dieser häutige Ductus endolymphaticus verläuft dann später in einem knöchernen Kanal zur hinteren Fläche des Felsenbeinpyramide und mündet dort in einer kleinen sackartigen Erweiterung der Dura mater. Der knöcherne Kanal führt den Namen Aquaeductus vestibuli. Durch das Auftreten der Bogengänge, des Utriculus und Sacculus erhält das ursprünglich so einfache Labyrinthbläschen eine sehr verwickelte Gestaltung; durch die Entwickelung des Canalis cochlearis wird der Bau noch mehr kompliziert.

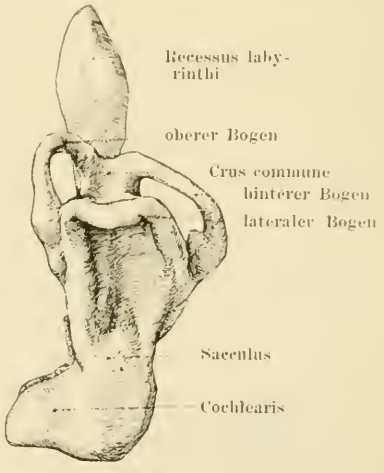


Fig. 354.
Linkes Gehörorgan eines menschlichen Embryo von 13,5 mm Nacken-Steisslänge, Alter etwa 5 Wochen. Ansicht von aussen und unten. 30 mal vergr. Nach His d. J.

Der Ductus cochlearis, der Schneckenkanal (Reissner), wächst allmählich durch Verlängerung aus dem zugespitzten Ende des Labyrinthbläschens hervor (Figg. 353—355). Er bildet am Ursprung ein flaches Rohr, welches sich um die Schneckenachse windet, aber auch um sich

selbst. Der Anfang des Kanales ist von vorn nach hinten zusammengedrückt, nach $^3/_4$ Windungen wird er cylindrisch und endigt, an Durchmesser langsam zunehmend im Kuppelblindsack, Caecum cupulare. Dabei wächst der Kanal nicht nur an der Spitze, sondern in all seinen Abschnitten: die Basalwindung entwickelt sich früher als die Mittelwindung: zuletzt die Spitzenwindung. Man trifft deshalb auf dem Schnitt

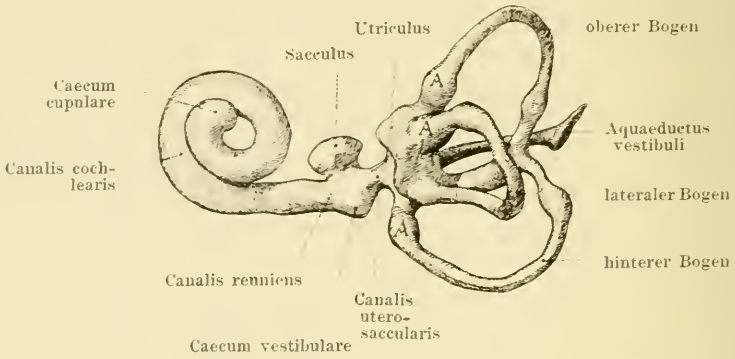


Fig. 355.

Linkes Labyrinth. Menschlicher Embryo von 22 mm Nackenlänge, 2 Monate alt. 17 mal vergr. Nach His d. J. *A* Ampullen.

einer fötalen Schnecke verschiedene Entwickelungszustände übereinander. Die Basalwindung erhält in ihrem Anfang, dort wo sich der Canalis reuniens befindet, eine kleine taschenförmige Erweiterung, Caecum vestibulare, Vorhofblindsack (Reichert).

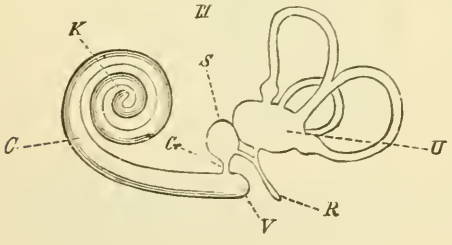


Fig. 356.

Häutiges Labyrinth. *C* Canalis cochlearis, *K* Kuppelblindsack, *S* Sacculus, *Cr* Canalis reuniens, *U* Utriculus, *R* Ductus endolymphaticus, *V* Vorhofblindsack. Aus Balfour.

Eine solche embryonale Schnecke hat weder eine Scala tympani, noch eine Scala vestibuli und streng genommen noch kein Spiralblatt (Lamina spiralis), auch die Knorpelkapsel fehlt noch. Nur das Ganglion spirale befindet sich in nächster Nähe (Fig. 355), denn es liegt der konkaven Wand des Schneckenganges dicht an, und folgt seinen Windungen. Die Ohr- oder Labyrinthkapsel, welche um diese Zeit auftritt (Fig. 146, S. 252), umschliesst das Labyrinth, aber doch nur so, dass ein ansehnlicher von Mesoderm erfüllter Raum überall erhalten bleibt. Das Mesoderm verdichtet sich in der Umgebung aller Labyrinthabschnitte, dessen epitheliale Zellen dann auf einer bindegewebigen Tunica propria aufruhen, welche noch die weitere Aufgabe übernimmt, die Lamina spiralis ossea und membranacea, den Limbus spiralis und das Ligamentum spirale zu bilden. Das Material

für die Lamina spiralis ist in demjenigen Mesoderm vorhanden, das den Schneckenkanal an seiner unteren Fläche umhüllt. Noch fehlt ein selbstständiges Spiralblatt, es tritt erst dann auf, wenn später die Scala tympani aus dem Gallertgewebe, durch Schwund desselben, entwickelt wurde und nun das Spiralblatt als Träger des Schneckenkanales (mit seiner tympanalen Fläche) freiliegt (Fig. 357).

Das häutige[1]) Labyrinth besitzt am Schluss des zweiten Monats annähernd seine definitive Gestalt. Die Bogengänge sind jetzt von ihrer früheren breiten Verbindung mit dem Labyrinthbläschen gelöst. Die Ampullen sind als kurze, flaschenförmige Erweiterungen ausgebildet. Sacculus und Utriculus sind getrennt bis auf einen kurzen Kanal, den Canalis utero-sacccularis (Fig. 355), einer Abzweigung des Ductus

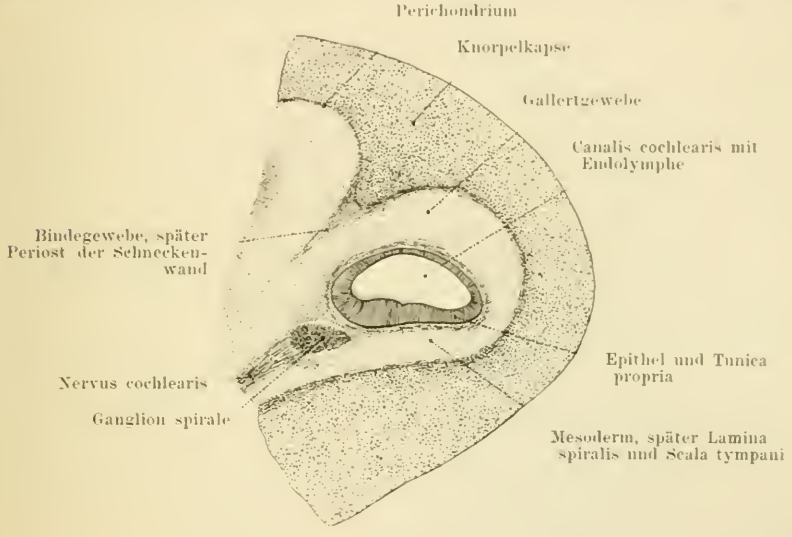


Fig. 357.

Schnitt durch die untere Schneckenwindung eines 7 cm langen Katzenembryo. Canalis cochlearis einfach. Scala vestibuli und tympani fehlen noch. 30 mal vergr.

endolymphaticus zu dem Säckchen, wodurch noch ein Zusammenhang zwischen den beiden letzteren vermittelt wird. Der Sacculus sitzt seitlich an und sieht wie ein Schneckenanhang aus. Er ist mit der Schnecke verbunden durch den Canalis reuniens (Hensen). Hinter ihm endigt der Schneckengang stumpf mit dem sogen. Vorhofblindsack (Fig. 356). Von der Schnecke sind erst 1½ Windungen entstanden. Die weitere Ausbildung der Teile erfolgt nunmehr langsam in den nächsten Monaten.

[1]) „Häutig" heisst jener Teil des Labyrinthes, der aus den ursprünglichen Ektodermzellen und einer dünnen, die Zellen umgebenden Mesodermschichte (Tunica propria) aufgebaut ist. Es fehlen alle perilymphatischen Räume und alle übrigen Zuthaten, wie knorpelige oder knöcherne Umhüllungen, von deren Entstehung später die Rede sein wird. Die Figg. 353—356 stellen nur das häutige Labyrinth dar.

Die erste Anlage des Gehörorgans der Cranioten (Fig. 352) zeigt dieselben wesentlichen Merkmale wie dasjenige der meisten im Wasser lebenden Wirbellosen. Es besteht aus einer durch Invagination eines kleinen ektodermalen Bezirkes entstandenen Vertiefung, die sich später in eine Blase umwandelt. Die Wandungen dieser Blase sind sehr kompliziert gebaut und in ihrem Hohlraum finden sich Otolithen (Hörsteinchen) von verschiedener Form. Bei dem Knochenfischembryo entsteht das Labyrinthgrübchen als solide Einstülpung, die erst nachträglich hohl wird, und bei dem Lepidosteusembryo (6 Tage nach der Befruchtung) und den Amphibien bildet sich die Einstülpung nur in der tiefen Schichte der Epidermis. Das Labyrinthgrübchen bleibt also von der Hornschicht bedeckt. Die Öffnung der Hörblase verengert sich allmählich und kommt bei den meisten Formen zum Verschluss. In allen Fällen jedoch entfernt sich die Labyrinthblase allmählich von der Oberfläche und sinkt in das Mesoderm des Kopfes hinein. Sie öffnet sich dann entweder noch an der Dorsalfläche des Kopfes (Elasmobranchier), oder dicht unter der Haut, oder der Ductus endolymphaticus tritt medial mit der Dura mater in Verbindung wie bei den Säugetieren und dem Menschen. Bei den Cyclostomen ist das Labyrinth einfacher als bei den Selachiern, insofern der horizontale halbzirkelförmige Kanal fehlt und kein Sacculus entwickelt wird. Die Knorpelfische stehen zwischen dieser einfachen Anordnung und jener weit entwickelten, welche den Menschen und die Säugetiere auszeichnet, in der Mitte. Der bei Myxine vorhandene einfache Bogengang soll zwei Anlagen darstellen (Ayers). Dem Amphioxus fehlen verwandte Einrichtungen.

Die Schnecke, dieses auffallende Gebilde des Labyrinthes, entwickelt sich sehr allmählich. Bei Torpedo ist die Entstehung nur angedeutet als eine kleine hohle Ecke an dem Sacculus, welche, wie dieser, mit einer Nervenendstelle versehen ist. Die hohle Ecke heisst Lagena und die Nervenplatte Papilla acustica lagenae. Bei den Reptilien nimmt die Lagena immer grössere Dimensionen an und wird bei den Säugern durch spiraliges Wachstum zur Schnecke, mit Ausnahme von Echidna und Ornithorhynchus, bei denen die Schnecke noch auf der einfachen Stufe wie bei Reptilien stehen bleibt. Bei dem menschlichen Embryo von 10,2 mm Nackenlänge ist die Ecke, aus der die Cochlea hervorgeht, erst bemerkbar (Fig. 353), bei dem Embryo von 13,5 ist die Länge jenes Gebildes noch nicht erreicht, das bei Reptilien und Vögeln als Lagena bezeichnet wird (Fig. 354).

Innere Entwickelung des Labyrinthes.

Das Epithel des Labyrinthbläschens findet sich im Sacculus und seinen Kanälen 1. in der Form von indifferenten Zellen, die kubisch oder cylindrisch den grössten Teil der inneren Oberfläche bedecken, also auch alle Kanälchen und Säckchen, welche bisher genannt wurden; 2. in der Form von Sinneszellen, welche an bestimmten Stellen hervortreten und zwar an der Macula des Sacculus und Utriculus, an den Cristae der Ampullen und in besonders komplizierter Gestaltung im Schneckenkanal. An diese verschiedenen Stellen gelangte das Sinnesepithel von der vorderen Wand aus durch die Sonderung des Labyrinthbläschens in verschiedene Abteilungen. Schon auf einer sehr frühen Stufe erhöht sich das Epithel auf demjenigen Gebiet, das sich dem Ganglion des Gehörnerven anlagert. Dort entstehen lange Zellen (Fig. 358), welche neben den nie-

deren die späteren Nervenendstellen deutlich hervortreten lassen. Die Ektodermzellen der Labyrinthbläschen erfahren an den Nervenendstellen mehrfache Umwandlungen. Zunächst treten an bestimmten Stellen Verdickungen auf, die darin bestehen, dass die Kerne in 4—6 Schichten übereinanderliegen, von wenig Protoplasma getrennt (Fig. 358); die schliessliche Ausbildung ist im Bereich des Schneckenkanals und der Bogengänge verschieden.

Im Schneckenkanal entwickelt sich aus den Ektodermzellen an der späteren Nervenendstelle ein Epithelwulst von hohen Cylinderzellen. Aus diesem einen Wulst entstehen dann zwei, ein grosser und ein kleiner (Fig. 357). Die Zellen des grossen Wulstes sind trotz ihrer Länge, in einfacher Schicht aufgereiht; die Zellen des kleinen Epithelwulstes sind von besonderer Wichtigkeit, denn aus ihnen entstehen alle jene Sinnes- und Stützzellen, welche das Cortische Organ darstellen. Die Figg. 359 *A*, *B*, *C* zeigen drei verschiedene Entwickelungsstufen: die erste Zelle des kleinen Epithelwulstes produziert die innere Haarzelle, die zweite die Pfeilerzellen, die folgenden die äusseren Haarzellen und die Deitersschen Stützzellen (Fig. 359). Im Anfang sind diese Zellenunterschiede nur schwach erkennbar (Fig. 359 *A*); später treten sie dadurch hervor, dass oberhalb statt heller Zellen dunkle auftreten (Fig. 359 *B*) und zwar durch Querteilung der in Fig. 359 *A* dargestellten langen Ektodermzellen. Die Cortischen Pfeiler werden früh kenntlich durch Längsteilung der zweiten Zelle (Rosenberg, Boettcher, Pritchard) und durch Streifung, während die Stützzellen ihr helles, granuliertes Protoplasma behalten. Die nach aussen von den Cortischen Pfeilerzellen befindlichen drei Reihen der äusseren Haarzellen sind (bei dem 7 cm langen Kaninchenembryo) in allen drei Windungen angelegt, sie sind flaschenförmig, haben den Kern im unteren Ende, sind mit kurzem Haarbesatz versehen, und reichen nur bis zur Mitte der Epithelhöhe.

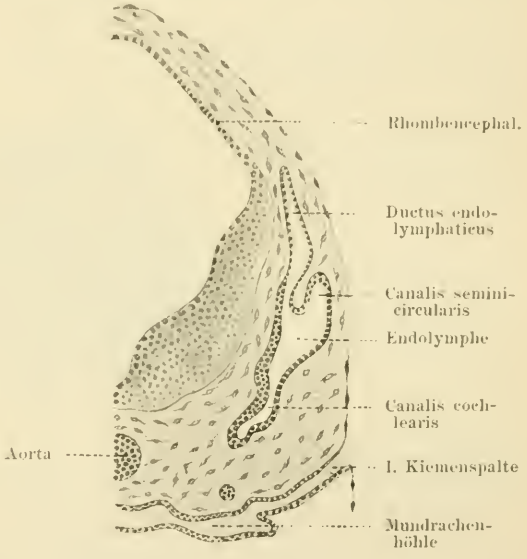


Fig. 358.

Anlage des Labyrinthes. Menschl. Embryo von 10,2 mm Länge. Durchschnitt. An der medialen Wand Zunahme des Epithels.

Cortische Pfeiler.

Zwischen ihnen steigen die Deitersschen Zellen empor, welche mit ihren breiten unteren Enden auf der Lamina spiralis ruhen. Aber

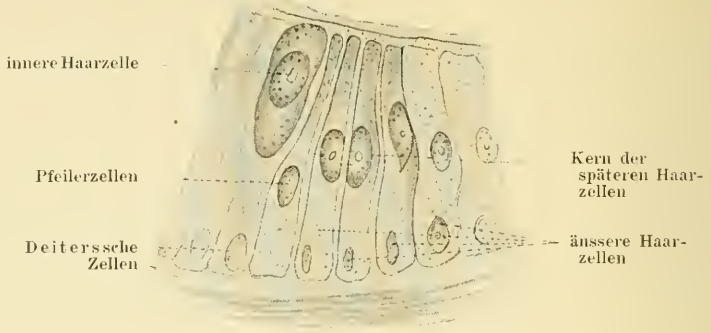


Fig. 359 *A*.

Cortisches Organ, embryonal, 1. Stufe. Die Zellen sind noch wenig verschieden. Von einem Katzenfötus. 300 mal vergr. Nach Pritchard.

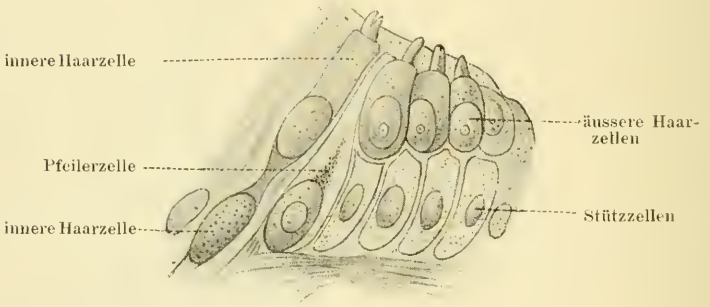


Fig. 359 *B*.

Cortisches Organ, embryonal, 2. Stufe. Die Pfeilerzelle zeigt oberhalb des Kerns die Anfänge der Teilung. Die äusseren Zellen haben sich in Stütz- und Haarzellen geteilt. 300 mal vergr. Von einem Katzenfötus. Nach Pritchard.

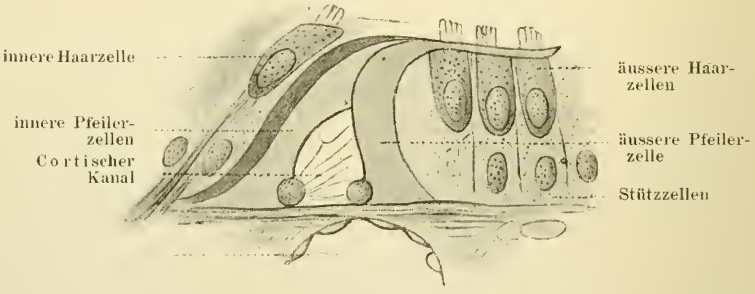


Fig. 359 *C*.

Cortisches Organ, embryonal, 3. Stufe. Die Pfeilerzellen haben sich geteilt und sind an der Basis auseinander gerückt. Von einem Katzenfötus. 300 mal vergr. Nach Pritchard.

alle diese Elemente sind noch unvollkommen ausgeprägt. Bei neugeborenen Kaninchen werden die Pfeilerzellen breiter, aber es ist noch in

keiner der Windungen eine offene Spalte zwischen den Pfeilern entstanden. Erst bei zehn Tage alten Kaninchenembryonen nähern sich die Gebilde des Cortischen Organes ihrer Vollendung.

Auf dem inneren und äusseren Epithelwulst schwebt die Membrana tectoria (Membrana Corti) in der Endolymphe. Sie ist schon bei dem menschlichen Embryo von 4,5 cm Länge (Ende des 3. Monats) aufzufinden und entspringt auf dem Cortischen Organ, auf der Oberfläche der äusseren Hörhaare, äusserst dünn und zart, nimmt allmählich an Dicke zu und reicht bis in die Gegend der Zähne der ersten Reihe, welche Huschke zuerst beschrieben hat (andere Autoren lassen sie umgekehrt verlaufen). Diese Lamelle ist aus etwa fünf Bündeln feiner Wimperhaare zusammengesetzt, welche vollkommen frei durch die Endolymphe des Schneckenkanales ziehen. Bei dem Rind, Schwein und Kaninchen schwankt die Zahl der feinen Haare einer Zelle von 7—30. Die Härchen stammen von Zellen sowohl des grossen als des kleinen Epithelwulstes. Ayers, dem diese Schilderung der Membrana tectoria entnommen ist, nimmt etwa 385000 Hörhaare bei dem Menschen an und jedes Haar besitzt eine Länge von 0,4 mm. — Über die Membrana tectoria sind die Akten noch nicht geschlossen; die eben mitgeteilte Schilderung von dem Bau ist mit manchen früheren Angaben wohl in Einklang zu bringen. — Die Untersuchungen über die Umwandlungen der Ektodermzellen in dem Bereich des Cortischen Organes bedürfen wiederholter Untersuchung mit den neueren Methoden, um die Vorgänge bei der Teilung im einzelnen genauer kennen zu lernen. Hörhaare.

Die innere Ausbildung der Säckchen und Ampullen. Aus einfachen Erweiterungen des Labyrinthbläschens hervorgegangen, bestehen sie zunächst aus sackartigen oder kugeligen Räumen, welche von Abkömmlingen der Ektodermzellen ausgekleidet werden. Die Grundlage für diese Zellen wird durch Kopfmesoderm gebildet, das nach und nach die schon erwähnte Tunica propria darstellt. Im Innern dieser Abteilungen erhebt sich an denjenigen Stellen, die sich schon äusserlich als dunklere Flecke bemerkbar machen, je ein länglicher Hügel, der in den Säckchen als Macula, in den Ampullen als Crista bezeichnet wird. Diese Hügel sind aus zwei verschiedenen Elementen zusammengesetzt: auf der freien Oberfläche von einer Zellschicht, die sich gegenüber dem sonstigen niedrigen Pflasterepithel der Innenwand (3—4 μ hoch) durch eine bedeutende Länge der Gebilde ausgezeichnet: es kommen dort Haarzellen und Faden- oder Stützzellen vor; von jeder Haarzelle erheben sich im vollkommen ausgebildeten Zustande lange Haare (Retzius). Auf ihren Spitzen ruht später eine Otolithenmembran in der Endolymphe. Unterhalb dieser Decke von Neuroepithel findet sich in dem Hügel Mesoderm (Fig. 360, auf der linken Seite ist das Epithel abgehoben, der Mesodermhügel, in dem eine Fortsetzung des Nervus vestibularis eintritt, wird dadurch um so deutlicher).

Die Maculae und Cristae der Säckchen und Ampullen sind schon früh erkennbar (gegen Ende des 3. Monats), ebenso die Haarzellen und die Otolithenmembran. Kleine punktförmige Körper bezeichnen die auftretenden Otolithen.

Otolithen. — Die Physiologie spricht sich in der letzten Zeit immer entschiedener dahin aus, dass der Utriculus, der Sacculus und die Ampullen keine Gehörempfindungen vermitteln, sondern Sinnesorgane zur Regulierung des Körpergleichgewichts (Goltz) und des Muskeltonus (J. R. Ewald) darstellen. Die Fische würden also nicht hören. Erst mit der Lagena, dem Homologon der Schnecke, beginnt die Perception des Schalles. Die erste Anlage des Gehörorgans hat eine unverkennbare Übereinstimmung mit dem Auge insofern, als es sich hier wie dort um eine Einstülpung des Ektoderm handelt. Damit hört aber die Ähnlichkeit auf. Die weiteren Veränderungen sind ganz verschieden. Das Ektoderm liefert nichts der Linse ähnliches, sondern Säckchen und Röhren. Zwischen Nervus opticus und Nervus acusticus fehlen ebenfalls die Vergleichungspunkte, denn der Opticus und die Retina gehen aus einer Hirnblase als direkte Fortsetzung hervor, das Ganglion acusticum hat niemals die Form einer mit dem Gehirn zusammenhängenden Blase und es existiert also auch niemals ein hohler Gehörnerv. — In dem Sacculus wie in dem Verlauf des Ductus endolymphaticus sind (Fötus vom 4. Monat) sackartige Vertiefungen irrtümlich als „Drüsen" gedeutet worden. Über die Struktur der Zellen und ihre Beziehungen zu einander bestehen noch Meinungsverschiedenheiten, ebenso bedarf die eben gegebene Skizze der Veränderungen dieser Zellen, namentlich des Cortischen Organes, noch weiterer Prüfung. Allein stets wird die Thatsache unerschüttert bleiben, dass alle morphologischen Unterschiede hervorgegangen sind innerhalb der Wirbeltierklassen, aus dem Ektoderm. Die Erörterung des übrigen Formenreichtums in dem reifen Organ gehört nicht hierher. Die Werke von Böttcher, M. Schultze, Waldeyer, Retzius u. A. enthalten zahlreiche Beobachtungen und Abbildungen.

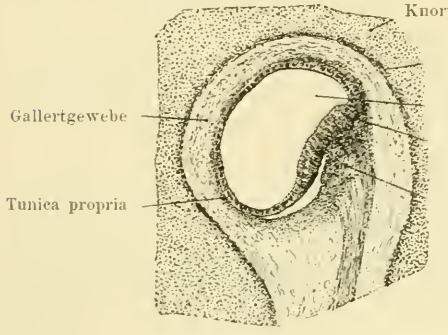


Fig. 360.

Ampulle. Menschlicher Fötus, Ende des 3. Monats. 15 mal vergr. Links ist das Epithel von dem Mesoderm etwas abgehoben.

Das Acusticus-Ganglion, Ganglion nervi acustici, ist anfangs ein einheitliches Gebilde: doch macht sich bald eine Teilung in zwei Abschnitte bemerkbar, welche der Hauptgliederung des Labyrinthes entsprechen. Ein Ganglion vestibuli sondert sich und tritt mit den oberen Teilen des Labyrinthbläschens in Beziehung: während das Ganglion cochleae mit Sinneszellen der Schnecke und des Sacculus Verbindungen erhält (Fig. 353). Bei dem Embryo liegen diese Ganglien dicht an dem Hinterhirn, bei dem Erwachsenen sind sie weit entfernt in das Innere des Felsenbeins verlegt worden. Das Ganglion vestibuli ist mit dem Nervus vestibuli bis in die Tiefe des inneren Gehörganges vorgeschoben und ist dort unter der Bezeichnung Ganglion vestibuli (Intu-

mescentia gangliiformis Scarpa) bekannt, das Ganglion cochleae zieht sich zu einem dünnen Bande aus, welches bis zum blinden Ende des Schneckenkanales reicht, all den Windungen derselben folgt (Fig. 357) und deshalb den Namen Ganglion spirale erhalten hat. Auf senkrechten Durchschnitten erscheint das bandartige Ganglion als rundlicher Zellhaufen. Auf der Fig. 354 ist der bandartige Zug des Ganglions und seiner Nervenbündel an der konkaven Seite des Schneckenkanales angedeutet.

Kuppelblindsack

Aus der deskriptiven Anatomie ist die Verzweigung des Vorhofs- und des Schneckennerven bekannt. Für die Entstehung der Äste ist zu beachten, dass das Labyrinthbläschen sich in mehrere Abteilungen sondert, und dass damit auch das Sinnesepithel in ebenso viele Flecke zerlegt wird, zu denen dann ebenso viele Nervenzweige gehen. Bei dem menschlichen Embryo von

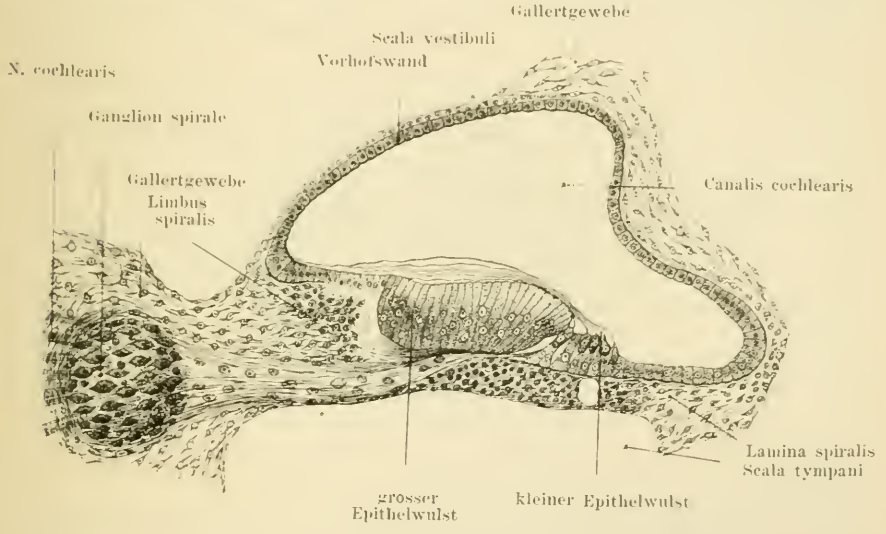


Fig. 361.

Der Schneckenkanal eines 9 cm langen Katzenfötus mit vorgeschrittener Ausbildung der ektodermalen Zellen des Labyrinthbläschens. Nach Boettcher und Ayers.

22 mm Nackenlänge (2 Monate alt) ist die bandartige Masse der Nervenzellen des Ganglion cochleae erst einer Windung gefolgt, obwohl der Schneckenkanal schon $1^1/_2$ Windungen zurückgelegt hat. Der Kuppelblindsack bleibt frei sowohl von Nerven als von Ganglienzellen, sie fehlen dort auch bei dem Erwachsenen. Zwischen Ganglion vestibulare und cochleae hat sich durch Abspaltung ein Zwischenganglion eingelagert; der aus ihm hervortretende Ast geht zu der Ampulle des hinteren vertikalen Bogenganges, steht aber durch eine bandförmige Ausbreitung auch mit dem Ganglion cochleae in Zusammenhang. Wird noch die Nervenendstelle in dem Sacculus berücksichtigt, welche vom N. cochlearis kommt, so steigt ihre Zahl auf sechs, nämlich: eine Macula utriculi, drei Cristae ampullarum, eine Macula sacculi und das Organon spirale (Corti), das den Spiralen des Schneckenkanales folgt. Hier sei nochmals (s. auch Nervensystem) darauf aufmerksam ge-

macht, dass die Kerne des Acusticus im verlängerten Mark Endstationen sind, Endkerne (His), und dass die obenerwähnten Stellen mit Sinneszellen in Wirklichkeit als die Ausgangspunkte des Gehörnerven aufzufassen sind. Aus didaktischen Gründen hat jedoch die Beschreibung vom centralen Abschnitt auszugehen und nach den peripheren Gebieten fortzuschreiten. Wie bei den Säugetieren, so vermisst man auch bei dem Menschen die Entwickelung von zwei, den meisten übrigen Wirbeltieren zukommende Nervenendstellen: die Macula acustica neglecta und die Papilla acustica lagenae cochleae (Retzius).

Die Umhüllungen des Labyrinthes.

Sie gehen aus dem Kopfmesoderm hervor und zeigen folgende Eigenschaften: 1. die Tunica propria; sie liegt unmittelbar dem epithelialen Labyrinth an, sie ist der Träger der Sinnes- wie der Stützzellen und hilft die endolymphatischen Kanäle und Säcke, darunter auch den Canalis cochlearis, abgrenzen (Figg. 360—362). Sie stellt in Verbindung mit den Epithelien das häutige Labyrinth (Labyrinthus membranaceus) her. Die Tunica propria besteht bei Föten aus zarten Bindegewebszügen mit Kernen. Sie liefert die Lamina spiralis membranacea (Figg. 357 u. 361) und kann, wie z. B. an der Membrana vestibularis (Reissner), auf eine endotheliale Membran reduziert werden (Fig. 361). 2. Das araeoläre Bindegewebe (Fig. 362), aus Gallertgewebe hervorgegangen, von mesodermaler Abkunft, durchzieht den perilymphatischen Raum, der um alle Abschnitte des häutigen Labyrinthes nach und nach entwickelt wird. Im Anfang der Entstehung ist das Gallertgewebe reichlich vorhanden mit zahlreichen Kernen und feinen Faserzügen durchsetzt; später, wenn die Begrenzung der perilymphatischen Räume erfolgt, werden diese Züge spärlich. 3. Durch das Perichondrium der knorpeligen Gehörkapsel, welches später zu dem Periost des knöchernen Labyrinthes wird. Perichondrium und Periost

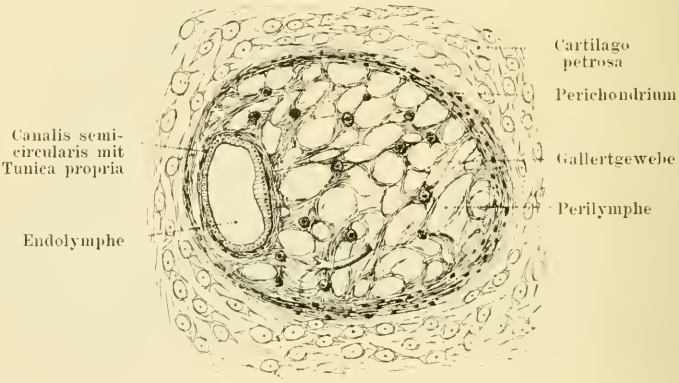


Fig. 362.

Canalis semicircularis. Menschlicher Embryo aus dem Anfang des 3. Monats. Querschnitt. 80 mal vergr. Die histologischen Elemente sind bei starker Vergrösserung eingezeichnet.

bestehen aus Bindegewebe, das sich mit Hülfe der, in der letzten Zeit in die präparierende Anatomie eingeführten chemischen Mittel, vom inneren Umfang des ganzen knorpeligen oder knöchernen Labyrinthes in toto loslösen lässt (in den Figg. 361 und 362 ist dieses Perichondrium abgebildet). Auf diese Membran folgt 4. die knorpelige Gehörkapsel, kurz Ohrkapsel genannt. Bei dem menschlichen Fötus (Ende 3. Monat) besteht sie noch aus Vorknorpel, seine Zellen tragen mesodermalen Charakter an sich, sind sternförmig und besitzen einen stark tingierbaren Kern (Fig. 362). Später entsteht aus diesem Vorknorpel hyaliner Knorpel und erst diese Ohrkapsel verknöchert, allein sie stellt nicht das knöcherne Labyrinth her, sondern einen im fötalen Zustand spongiösen Knochen. Das aus der Anatomie her bekannte knöcherne Labyrinth (Labyrinthus osseus), das sich bei Föten der letzten Monate wie auch bei den Erwachsenen aus dem Felsenbein herausschälen lässt und eine glasharte Kapsel darstellt, ist ein Produkt des Periostes und entsteht durch direkte Ossifikation. Die knöcherne Labyrinthkapsel ist also nicht aus der Knorpelkapsel hervorgegangen, sondern eine Bildung jenes Mesoderm, das zu Periost wird und das sogenannte intrakapsuläre Bindegewebe (Boettcher) herstellt. Die Wände der knöchernen Schnecke, die Lamina modioli, die Spindelwand und die Lamina spiralis, die halbzirkelförmigen Kanäle, das Vestibulum rühren von diesem intrakapsulären, ossifizierten Bindegewebe her. Durch den Abstand der knorpeligen und knöchernen Ohrkapsel von dem häutigen Labyrinth ist Platz für die perilymphatischen Kanäle, für araeoläres, für intrakapsuläres Bindegewebe und für die Tunica propria gegeben. Ohrkapsel

Die knöcherne Labyrinthkapsel und ihre Herkunft aus dem intrakapsulären Bindegewebe ist allgemein verbreitet und schon bei den Reptilien zu finden.

Die perilymphatischen Räume (Spatia perilymphatica) zerfallen durch das araeoläre Bindegewebe in viele untereinander kommunizierende Kammern, ähnlich denen der Subarachnoidealräume des Gehirns. Die häutigen Kanäle liegen dabei nicht in deren Mitte, sondern der lateralen Wand näher oder mit einem Worte excentrisch (Fig. 362). Die perilymphatischen Räume innerhalb der Schnecke heissen Scala tympani[1]), Vorhoftreppe, und Scala vestibuli, Paukentreppe. Sie liegen zwischen der Tunica propria des Canalis cochlearis und dem Periost der Schneckenwand, wie jene des übrigen Labyrinthes und entstehen am Ende des dritten Monats. Auf und unter dem Schneckenkanal findet sich zuerst jugendliches Mesoderm ohne irgend welche Hohlräume. Wie bei den halbzirkelförmigen Kanälen löst sich dasselbe zwischen der Membrana propria des Schneckenkanales und dem Periost allmählich

[1]) Scala = Treppe.

auf, verschwindet und bildet auf solche Weise einen $2^1/_2$fach gewundenen Doppelkanal, der mit Perilymphe gefüllt ist. Die Entstehung der beiden Treppen beginnt an der Basis der Schnecke, im Gebiet der ersten Windung und schreitet nach der Kuppel langsam fort, dort treten Pauken- und Vorhoftreppe miteinander in Verbindung, nachdem der letzte Rest des Gallertgewebes aufgelöst ist. Diese perilymphatischen Räume münden durch den Ductus perilymphaticus[1]) in den Subarachnoidealraum in der Nähe der Vertiefung[2]), welche sich dicht am oberen Rande der Fossa jugularis befindet. Innen liegt der Beginn des Ductus perilymphaticus in der Scala tympani in der Nähe der Fenestra cochleae. Er besitzt eine Auskleidung von Endothel; denn alle perilymphatischen Räume und die darin vorkommenden bindegewebigen Züge sind von Endothel bedeckt, das aus mesodermalen Zellen hervorging. Das Endothel der Scala tympani geht direkt in die Wandung des Ductus perilymphaticus über.

Phylogenie des Labyrinths.

Mit der Entwickelung der Treppen verändert der Canalis cochlearis seine Form. Der früher ovale, namentlich an seinem Beginn etwas plattgedrückte Kanal wird dreiseitig. — Bei dem Menschenembryo ist das Perichondrium des halbzirkelförmigen Kanales dünn im Vergleich mit dem des Kaninchenembryo von 24 Tagen. — Über die phylogenetische Herkunft des Labyrinthes stehen sich zwei Hypothesen gegenüber. Die eine sieht schon bei den wirbellosen Tieren den Ausgangspunkt in Form von Hörbläschen, welche ähnliche Form besitzen, wie die Labyrinthbläschen der Wirbeltiere. Auch die Hörbläschen von Wirbellosen nehmen ihren Ursprung aus besonders ausgebildeten Abschnitten der Epidermis, wobei ein Teil der Zellen am freien Ende mit sog. Hörhaaren ausgestattet ist, während in anderen Zellen Konkretionen (Otolithen) vorhanden sind, die leicht durch die Schwingungen des umgebenden Mediums beeinflusst werden können. Ihre Anordnung lässt vermuten, dass die Schwingungen dann auf die mit Hörhaaren versehenen Zellen übertragen werden. Solche Hörapparate sind gewöhnlich in besondere Taschen eingesenkt, dann meist von der Oberfläche abgeschlossen, und kommen in dieser Form bei Cölenteraten, Würmern, Crustaceen und bei fast allen Mollusken vor. Entkleidet man das Labyrinth der Wirbeltiere aller Komplikationen, so zeigt es denselben Bau in seiner ersten Entwickelung und in der prinzipiellen Anordnung des akustischen Apparates mit Haarzellen, mit Otolithen, die von Flüssigkeit umgeben und in einer Kapsel eingeschlossen sind. Bedeutsam ist ferner, dass die Gehörorgane entweder vom Ektoderm direkt ausgehen, oder von tentakelförmigen Organen, was im Wesen das nämliche bedeutet, weil auch sie von Ektodermzellen bedeckt sind. So einleuchtend es nun erscheint, dass die Urfische das Gehörorgan von einer wirbellosen Stammform ererbt und dann weiter entwickelt haben, so muss doch betont werden, dass es noch nicht gelungen ist, die Ausgangsform bei den Wirbellosen zu finden, und so besitzt diese Voraussetzung bis jetzt nur in dem grossen Gesichtspunkt des Transformismus eine stützende Grundlage. Die zweite Hypothese nimmt keinen direkten Zusammenhang mit dem Gehörorgan der Wirbellosen an, sondern leitet es von denjenigen Schleimkanälen der Fische ab, die sich im Bereiche des Kopfes befinden. Diese Kanäle enthalten bekanntlich zahlreiche Nervenendstellen, von denen zwei nebeneinanderliegende in die Tiefe gedrungen

[1]) Aquaeductus cochleae. — [2]) Aperturae externa aquaeductus cochleae.

sein sollen, weil der Nervus acusticus der lebenden Formen bei seiner Anlage zwei Wurzeln und zwei Ursprungskerne im Gehirn besitzt; ferner mündet der Ductus endolymphaticus bei einigen Fischen in einen Kanal mit Sinnesorganen, welche von dem Glossopharyngeus innerviert werden. Die hintere Ampulle wird ebenfalls von einem Ast des Glossopharyngus bei einigen Fischen versorgt. Das Labyrinthbläschen wird in dem Bereich der Wurzeln des Facialis und Glossopharyngeus angelegt und die doppelte Herkunft des Acusticus stimmt überdies mit der Teilung des Labyrinthbläschens in zwei scharf getrennte Abteilungen überein, welche in dem Sacculus mit Kanälen und in dem Utriculus mit Schnecke wieder erkennbar sind. Dazu kommt noch, dass manche Forscher die Seitenorgane der Fische als accessorische Gehörapparate auffassen, deren nervöse Centralstelle in unmittelbarer Nähe des Acusticuskernes liegt. Die Organe der Seitenlinie haben überdies in ihrer ersten Anlage bei Amphibien eine Ähnlichkeit mit der ersten Anlage des Labyrinthbläschens, insofern eine bestimmte Zellengruppe in die Tiefe des Mesoderm hinabsinkt und die Zellen sich dann in Stütz- und Sinneszellen differenzieren. — Diese Hypothese betrachtet also das Gehörorgan der Wirbeltiere als eine neue Schöpfung und verzichtet darauf, eine nähere Beziehung mit verwandten Apparaten bei den Wirbellosen vorauszusetzen (Ayers).

Bei allen Überlegungen, welche die phylogenetische Entstehung des Gehörorganes oder anderer Organe betreffen, ist zu beachten, dass die Natur dasselbe Problem, mit denselben Hülfsmitteln, auf verschiedene Weise zu lösen vermag. Hat sie doch das grosse Problem des Fluges in vier verschiedenen Wirbeltierklassen auf verschiedene Weise thatsächlich gelöst (fliegende Fische, fliegende Saurier, fliegende Vögel, fliegende Säugetiere). Eine direkte Descendenz der beflügelten Abteilungen von einander ist dabei ausgeschlossen. So ist auch die Einrichtung für die Empfindung von Schallwellen offenbar auf sehr verschiedene Weise entwickelt worden, und die Phylogenie des Labyrinthes kann erst bei den Wirbeltieren begonnen haben, oder von den Wirbellosen her ererbt sein. Ein Blick auf die Studien der Fische von Leydig, F. E. Schulze, Allis u. A. über die Schleimkanäle lehrt, dass ein phylogenetischer Zusammenhang dieser Einrichtung mit jener des Labyrinthes wohl denkbar ist.

Litteratur: Reissner, Diss. Dorpat. 1851. — Boettcher, A., Nov. Act. Acad. Leop.-Carol. Tom. 35. 1870; Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 24 1887. — Hasse, Die vergleichende Morphologie des häutigen Gehörorganes der Wirbeltiere. 1873. — O. und R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878. — Pritchard, Journ. of Anat. Bd. 13. 1878/79. — Retzius, G., Das Gehörorgan der Wirbeltiere. 2. Bd. 1881—1884. 2°. Mit 74 Tafeln. — His d. J., Arch. f. Anat. 1889. — Ayers, H., Journ. of Morph. Bd. 6. 1892.

Entwickelung des Mittelohres.

Die Hülfsapparate, welche das Labyrinth ergänzen, stellen den schallleitenden Apparat in Form des mittleren und äusseren Ohres dar. Die Grundlage für die mannigfaltigen Einrichtungen ist in der ersten Kiementasche und ihrer nächsten Umgebung zusammengedrängt. Aussen hat sie das Ansehen einer Furche und besteht in Wirklichkeit bei dem menschlichen Embryo von 10,2 mm, in einer seichten Tasche, die als erste äussere Kiementasche bezeichnet wird. Sie besitzt eine dorsale und ventrale Ecke (Fig. 363); zwischen diesen beiden Endpunkten finden sich noch kleine Erweiterungen, welche von den Aurikularhöckern her-

rühren, weil sie gerundet und verschieden stark gegen die Tasche vorspringen. Sie gehören dem Mandibular- und dem Hyoidbogen an und sind die ersten Anzeichen der Entstehung der Ohrmuschel. Das Ektoderm besteht um diese Zeit aus einer doppelten Zellschichte, welche sich in die Tiefe der Tasche hineinsenkt, dort aber vervierfacht wird und die Spalte verschliesst (Fig. 364). Die äussere Tasche ist sehr seicht, die innere dagegen tief, sie steht in direkter Verbindung mit der Mundrachenhöhle und ist von Entoderm ausgekleidet. Aus der Vereinigung der ekto- und der entodermalen Zellen an dem lateralen Ende geht die Verschlussplatte hervor: die Tasche ist dort etwas erweitert (Fig. 364), ebenso wie an dem medialen Ende, wo sie in einer

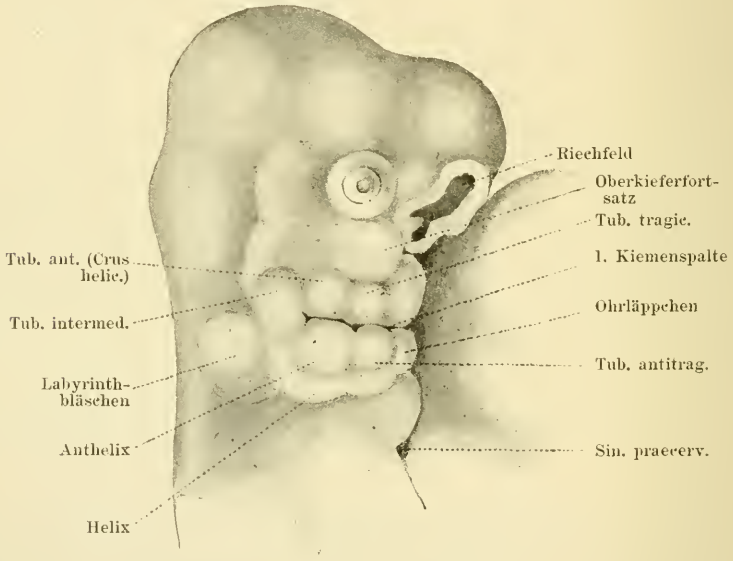


Fig. 363.
Kopf und Hals eines menschlichen Embryo von 10,2 mm Länge, der Kopf senkrecht orientiert.

Rinne, der Kieferrinne, weit ausläuft. Später kehrt sich die Form der inneren Tasche, wie sie in Fig. 364 dargestellt ist, geradezu in das Gegenteil um: die mediale Partie wird eng, die laterale dagegen weit. Was bei dem Embryo von 10 mm davon entwickelt ist, entspricht der ventralen Abteilung der Trommelhöhle, die dorsale entsteht erst durch spätere Ausweitung. Die Tube fehlt noch, sie schliesst sich erst später an, wenn einmal das mittlere und äussere Ohr eine andere Lage erhalten hat und von seiner ventralen Lage durch die weitere Ausbildung der Kopfplatten und namentlich auch des Halses nach hinten und oben hinaufgerückt ist (Fig. 363).

Abgesehen von dem Epithel, das die innere Tasche auskleidet, und sich an einzelnen Stellen, wie an den Rändern der Schlussplatte verdickt und überdies cylindrische Zellen erhält, ist die Tasche noch völlig leer. Es finden sich in ihr weder Gehörknöchelchen, noch Nerven und Muskeln; alle diese Gebilde kommen aus dem umgebenden Bindegewebe und gelangen erst durch eine Reihe von Verschiebungen in den Raum der Trommelhöhle hinein. Statt des Trommelfelles ist zunächst die aus Ekto- und Entodermzellen bestehende Verschlussplatte vorhanden; um zu einem Trommelfell sich umzugestalten, braucht sie das Mesoderm des 1. und 2. Kiemenbogens. Die Lage und die Anordnung der inneren ersten Kiementasche und ihrer weiten Verbindung mit der Mundrachenhöhle wird am besten aus der Fig. 365 ersichtlich, denn die Fig. 364 giebt nur einen Durchschnitt allerdings aus 12 Schnitten

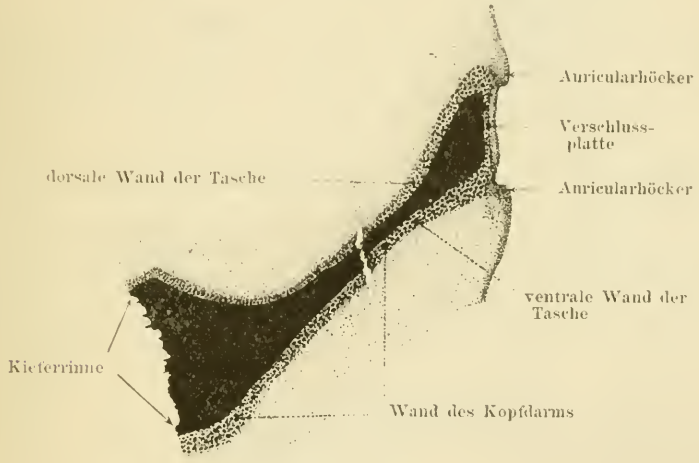


Fig. 364.

Die erste Kiementasche eines menschlichen Embryo von 10,2 mm Nackensteisslänge. 125 mal vergr. Kombinierte Zeichnung. Dort, wo der Riss in der Abbildung sich befindet, wurde ein Stück der Tasche weggelassen.

kombiniert, allein aus Fig. 365 wird doch erst deutlich, wie auch die innere Tasche eine dorsale und ventrale Ecke oder Spitze besitzt, wie sie ferner platt ist und die Vorstellung kann im Anschluss an die Organisation der Kiemenspalten der Wirbeltiere den Weg sich vergegenwärtigen, der zurückgelegt werden musste, um aus dieser entodermalen Tasche das Mittelrohr herzustellen. Dieser Entwickelungsgang geht am besten aus der Entstehung all der Organe hervor, welche nach und nach im Innern oder an den Wänden auftauchen.

Die primitive Paukenhöhle, wie die innere erste Kiementasche (Figg. 364 u. 365) auch genannt werden kann auf dieser und den folgenden Entwickelungsstufen, hat auch die Bezeichnung Canalis-tubo-tympanicus erhalten,

allein dieser Name ist nicht zutreffend, weil die Tube noch fehlt, nur der Ausdruck Canalis tympanicus ist streng genommen für dieses Gebilde (Fig. 364) anwendbar. — Bei den Selachiern liegt die erste Kiemenspalte ebenfalls zwischen Mandibular- und dem zweiten Kiemenbogen (Fig. 184, Seite 323), wie bei den Säugetieren. Die Spalte hat mit der Atmung nichts mehr zu thun, sie
Spritzloch. ändert sich in einem Kanal um, der Spritzloch genannt wird (Fig. 188, Seite 327). Dieser Kanal zieht an der Ohrkapsel und seinem Labyrinth dicht vorbei; durch diese Beziehung erscheint er für die Fortleitung der Erschütterungen des Wassers geeignet. — Dem Spritzloch entspricht bei den höhern Tieren (Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere) die Trommelhöhle, die Tube und der äussere Gehörgang. Es wird überall die erste Kiemenspalte und ihre Umgebung für den Aufbau des Mittelohres und des äussern Ohres verwendet. — Aurikularhöcker treten auch bei Embryonen der Reptilien und Vögel auf, aber sie bleiben abortiv und entwickeln sich nicht weiter, wie bei den Säugetieren.

Die Gehörknöchelchen entwickeln sich aus dem ersten und zweiten Kiemenbogen. In ihrem Mesoderm treten Knorpelstäbe auf, die mit ihrem hintern (dorsalen) Ende später allmählich in den Raum der Paukenhöhle hinein gelangen. Der Knorpelstab des ersten oder Mandibularbogens, der Meckelsche Knorpel, zieht gegen die knorpelige Ohrkapsel hin, läuft dort anfangs mit einfacher Abrundung aus, während das Perichondrium, das ihn bedeckt, ohne Grenze in das umgebende Mesoderm übergeht. Demnächst erscheinen an dem Stabende kleine knopfförmige Auftreibungen, welche durch Einschnürung bald zwei deutliche Abschnitte erkennen lassen den Amboss (Incus) und den Hammer (Malleus) (Fig. 366). Noch fehlt jede Ähnlichkeit mit den erwähnten Gebilden, deren charakteristische Eigenschaften die Anatomie beschreibt. Die Fig. 366 stellt schon eine vorgeschrittene Stufe dar, auf welcher der Amboss bereits abgegliedert ist, während der Hammer als ein Teil des hirtenstabförmig gekrümmten Knorpels bemerkbar wird. Jener Teil des geraden Stabes, der unmittelbar an die Krümmung grenzt, wird zu dem Processus longus, der schliesslich in der Glaserschen Spalte verborgen ist. Noch ist dieser Teil cylindrisch und hat eine unförmige Gestalt im Vergleich zu dem fein geschwungenen Fortsatz, der später von dem Hammer ausgeht.

Nach der Trennung des Knorpelstabes im Hammer und Amboss bleiben die beiden Abschnitte noch durch Bindegewebe miteinander verbunden, freilich kommt es endlich zu einer partiellen Resorption an den Verbindungsstellen, und zwar überall dort, wo Gelenke zwischen den Gehörknöchelchen gefunden werden. Von der Herkunft des Hammers aus dem Meckelschen Knorpel bleiben Spuren das ganze Leben erhalten. Bis zum 6. Fötalmonat läuft der lange, schlanke noch vor- und abwärts gerichtete Processus longus (Folius) direkt in den noch vorhandenen Meckelschen Knorpel aus. Nach dem Schwunde des letztern stellt der Fortsatz die beim Neugeborenen in die Glasersche Spalte eingefügte Spange dar, wie dies auch bei dem Erwachsenen der Fall ist, wenn nicht statt des reduzierten Processus longus lediglich ein Band erhalten blieb. Die Fig. 366 zeigt den noch knorpeligen Fortsatz in seinem Übergang in den Meckelschen Knorpel.

Der Knorpelstab des zweiten oder Hyoidbogens heisst Reichertscher Knorpel. Er zieht gegen die knorpelige Ohrkapsel. Ein Teil befestigt sich dort, der andere bildet den Steigbügel, Stapes, der zuerst in Form eines Zellhaufens um die Arteria stapedialis herum bemerkbar wird.

Steigbügel

Es lässt sich bei dem Menschen und auch bei den Säugetieren nicht mit voller Sicherheit entscheiden, ob der Steigbügel lediglich ein Produkt des Reichertschen Knorpels ist. Das Blastem, aus dem die Kette der Ossicula auditus entsteht, bildet schon in der 6. Woche eine gebogene Spange aus Vorknorpel, so dass es zweifelhaft bleibt, ob die Grundlage des Steigbügels von dem Hyoid- oder von dem Mandibularbogen herrührt. Alle die einzelnen Teile treten bei dem Menschen gleichzeitig auf und sind aneinandergereiht zu einer kontinuierlichen hufeisenförmigen Kette, aus der sie sich allmählich deutlicher sondern (Siebenmann).

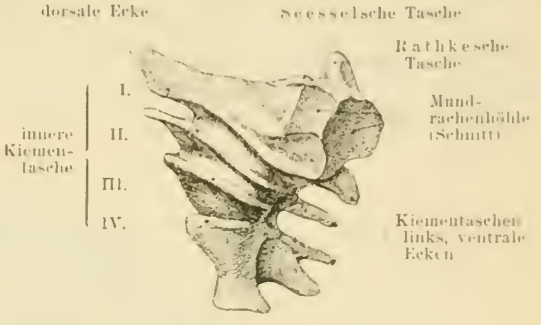


Fig. 365.

Kiementaschen, Ausguss, von der Seite gesehen. Kaninchenembryo von $10^1/_2$ Tagen (5,3 mm Länge). 60 mal vergr. Rekonstruktion. Nach Piersol.

Die Entwickelung des Steigbügels ist bei dem Menschen mit der 8. Woche vollendet. Die Vergleichung giebt Sicherheit bezüglich des Hammers und des Ambosses. — Bezüglich des Stapes wurde sogar

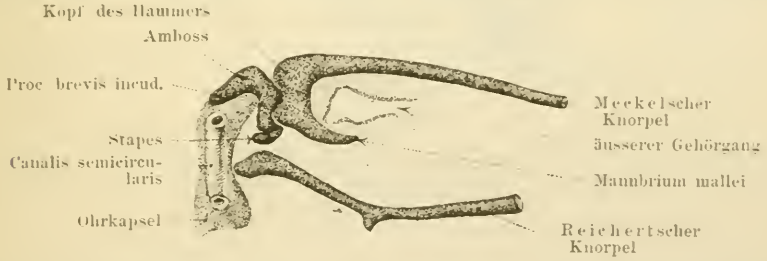


Fig. 366.

Anlage der Gehörknöchelchen, rechte Seite, von aussen gesehen, samt dem umgebenden Mesoderm. Schafembryo von 8 cm Länge. Nach Salensky.

die Möglichkeit eines doppelten Ursprunges angenommen: die Stapesplatte sollte von der Ohrkapsel geliefert werden. Allein sie liegt ihr nur fest an, ist jedoch von der Ohrkapsel wohl zu unterscheiden. Die von der Stapesplatte berührte Partie der Ohrkapsel, später ovales Fenster, geht direkt in Bindegewebe über. Ein knorpeliges Zwischenstadium ist weder am Ende des 2. noch im 3. Monat nachzuweisen. Bei Fledermäusen und Nagern hat der Steigbügel eine besonders weite Öffnung, durch welche ein starker Zweig der Arteriae carotis interna hindurchzieht. Während des embryonalen Lebens geht auch bei dem Menschen ein arterieller Zweig, Arteria stapedialis genannt, zwischen den Schenkeln des Stapes hindurch. Sie steigt auf dem Promontorium

Arteria stapedialis.

empor und erhält nach dem Durchtritt durch den Steigbügelring Anastomosen mit der Arteria stylomastoidea und mit der Arteria meningea media, dann bildet sie sich aber zurück. — Was von dem 1. und 2. Knorpelbogen nicht in den Dienst des schallleitenden Apparates tritt, erhält folgende Bestimmung: Der Meckelsche Knorpel, der sich an der inneren Fläche des Unterkiefers entlang bis gegen die Symphysis mandibulae herab erstreckt, wird schliesslich von Knochen umwachsen (siehe die Entwickelung des Unterkiefers Seite 261). Der Reichertsche Knorpel verschmilzt nach der Abgliederung des Steigbügels dorsal mit dem Petrosum und stellt im verknöcherten Zustand dessen Processus styloideus dar; ventral wird er zum Ligamentum stylohyoideum, wobei sich der Knorpelstab in ein Band umwandelt, dessen Ende in das kleine Horn des Zungenbeines ausläuft. Dadurch wird die Beteiligung des Reichertschen Knorpels, d. h. des Hyoidbogens an dem Aufbau des Os hyoideum der systematischen Anatomie direkt nachweisbar. — Der Griffelfortsatz zeigt bedeutende

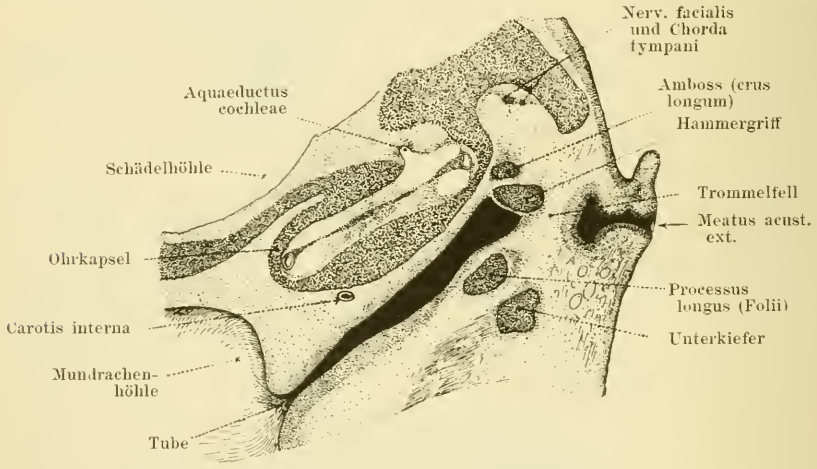


Fig. 367.

Menschlicher Fötus, 8 cm Kopfsteisslänge. Horizontalschnitt durch die Anlage der Tube und der Trommelhöhle in der Höhe der Fenestra ovalis. Nach einem Präparat von Siebenmann.

Variationen, die von der Ausdehnung abhängen, in welcher der Reichertsche Knorpel ossifiziert. Nicht allein während der embryonalen Periode, auch später kann er noch eine Strecke weit nach der Labyrinthwand hin durch das Felsenbein verfolgt werden. In manchen Fällen ist das am Schläfenbein befindliche Stück mit dem freien Griffelfortsatz gelenkig verbunden, wie bei manchen Säugetieren und Reptilien.

Gallertgewebe.

Ursprünglich befinden sich alle Gehörknöchelchen in Bindegewebe eingebettet ausserhalb des Canalis tympanicus (Fig. 367). Erst später, wenn sich die Trommelhöhle ausgeweitet hat, liegen sie in dem Raum selbst, jedoch von Schleimhaut überzogen, welche aus der Umgebung stammt. Diese Schleimhaut besteht während des fötalen Lebens aus einem wasserreichen Gallertgewebe (Tröltsch), und die Ossicula auditus sind tief in demselben versteckt. Es ist noch bei dem Neugeborenen in solcher Ausdehnung vorhanden, dass dadurch wahrscheinlich jede Schalleitung ausgeschlossen

ist. Allmählich bildet es sich zurück, stellt schliesslich nur einen dünnen Überzug dar, der alle in der Paukenhöhle vorhandenen Gebilde bedeckt und jene Brücken, Falten, Buchten und Taschen herstellt, welche die Anatomie beschreibt. Ist diese Reduktion des Gallertgewebes erfolgt, dann erst kann der Satz ohne Rückhalt ausgesprochen werden, dass die Ossicula auditus im Innern der Trommelhöhle liegen. Bis zu jenem Zeitpunkt liegen sie in dem benachbarten Mesoderm (Fig. 367). In der Fig. 368 ist auf dieses Gallertgewebe keine Rücksicht genommen.

Die Gehörknöchelchen liegen an der Labyrinthwand des Felsenbeines, also ursprünglich an der Aussenfläche des Schädels (vergl. Seite 263). Erst mit der Ausbildung der Trommelhöhle kommen sie tiefer zu liegen und werden in diesen Raum eingeschlossen; bei dem Fötus von 5 Monaten liegen sie noch sehr oberflächlich (Fig. 368); denn statt des äussern Gehörganges findet sich nur ein unvollkommener Annulus tympanicus, der an dem fötalen

Fig. 368.
Mittelohrgegend, Unterkiefer und Hyoid. Menschlicher Fötus, 6. Monat.

Felsenbein durch Bindegewebe befestigt ist, durch das sich die Knorpel des Mandibular- und Hyoidbogens ohne Unterbrechung bis zur Oberfläche des Petrosum erstrecken (Fig. 368). Zur weitern Aufklärung, wie die proximalen Enden der Knorpelstäbe an die Basis des Schädels und von da in die Trommelhöhle hinein gelangen, muss der Erfahrungsschatz der vergleichenden Anatomie herangezogen werden. Aus diesem sei ohne Rücksicht auf Streitfragen hier bemerkt, dass die Knorpelanlage des Amboss einem bei Reptilien und Vögeln als Quadratum persistierenden Skeletteile entspricht, der aus dem Palatoquadratum der Fische entstanden ist. An dem Quadratum der niedern Wirbeltiere ist der Unterkiefer mittelst Gelenken und Bändern aufgehängt. Noch bei dem Fötus des Menschen artikuliert der knorpelige Mandibularbogen (Meckelscher Knorpel) mit dem Amboss mittelst des Hammers durch ein Gelenk und durch Bänder.

Das Promontorium ist in der knorpeligen Ohrkapsel anfangs noch sehr schwach entwickelt (Fig. 367) und ragt noch gar nicht in den Raum der Trommelhöhle hinein. Erst spät erhält es jene Form, welche den auffallenden Namen rechtfertigt. Es fehlen anfangs auch die beiden Fenster: sie entstehen zwischen den drei Ossifikationspunkten der Ohrkapsel, denn dort, wo die Teile zusammenstossen, bleiben Öffnungen und darunter die beiden obengenannten Fenster.

Die Tuba Eustachii, kurz Tube genannt, beginnt nach der sechsten Embryonalwoche sich der Trommelhöhle anzureihen. Die seitliche Schlundwand wird durch die Breitenzunahme des Gesichtschädels
Antrum. seitlich in eine anfangs noch sehr weite Röhre ausgezogen. Für die Tiere ist dieselbe Art der Entstehung beobachtet (Kastschenko). Der Knorpel der Tube erscheint im vierten Monat. Cellulae mastoideae sind bei der Geburt noch nicht vorhanden, denn es fehlt der Processus mastoideus; er kommt erst um das zweite Jahr in die Erscheinung. Das Os mastoideum besitzt dagegen eine ansehnliche Luftzelle (Antrum), die mit dem oberen Teil der Trommelhöhle durch eine weite Öffnung zusammenhängt. Bei dem dreimonatlichen Kinde kan das Antrum schon 7 mm Grösse besitzen (Symington). An der vorderen, oberen Ecke löst sich selbst in später Zeit der feste Knochen allmählich auf und an seine Stelle treten luftführende Räume, die mit der Trommelhöhle in Verbindung treten.

Das Trommelfell (Membrana tympani) stellt bei dem Embryo wie später bei dem Erwachsenen die laterale Wand der Trommelhöhle dar; es ist anfangs klein, denn es entspricht lediglich der Spitze der inneren Kiementasche (Fig. 364) und besteht aus zwei Epithellagen, aus Ektoderm und Entoderm. Dieses Trommelfell wird mit Hülfe des ersten und zweiten Kiemenbogens und besonders der Aurikularhöcker (Fig. 363) beträchtlich vergrössert. Die Höcker nehmen an Umfang zu und bedingen dadurch allein schon eine Vertiefung der äusseren Kiementasche, womit der erste Anfang zur Entstehung des äusseren Gehörganges (Meatus acusticus externus) gemacht ist. Die Verschlussplatte wird dadurch tiefer gelegt und das Mesoderm der umgebenden Höcker dringt in grosser Menge zwischen die beiden Zellenlager hinein. Das Trommelfell besteht dann aus Ekto-, Meso- und Entoderm. Das Mesoderm ist in einer dicken Schicht vorhanden (männlicher Embryo der sechsten Woche); diese nimmt sogar noch zu (Fig. 367), später erfolgt aber eine weitgehende Verdichtung, welche bis zur Herstellung einer schwingenden Membran fortschreitet. Der untere grössere Teil der Membran bildet sich schon vor der Geburt aus, der obere (Membrana flaccida) wird erst nach der Geburt deutlich.

Die Muskeln der Trommelhöhle sind Teile der Kiemenbogenmuskulatur. Diese letzte Bezeichnung weist auf die alte Herkunft dieser kleinen Muskeln

hin, wobei zu beachten ist, dass der Tensor tympani von dem Trigeminus, der Stapedius von dem Facialis, also von dem Nerven des Hyoidbogens versorgt wird. — Defekte am Hammer und Ambos, welche oft mit einer Verkleinerung des Unterkiefers zusammentreffen, lassen den Steigbügel unberührt, er ist in solchen Fällen dennoch gut ausgebildet. Umgekehrt können Anomalien an dem Stapes vorkommen, während die beiden übrigen Gehörknöchelchen normal sind. Diese Erscheinungen sprechen für die selbständige Anlage des Stapes aus dem Hyoidbogen.

Mit den Untersuchungen Reicherts über die Metamorphose der Kiemenbogen und hauptsächlich mit seiner Entdeckung, dass die Gehörknöchelchen sich aus den Knorpeln der Kiemenbogen entwickeln, beginnt eine neue Epoche in unserer Erkenntniss der Morphologie des Schädels. Die Gehörknöchelchen entstehen nämlich aus einer für alle Wirbeltiere gemeinsamen Anlage, aus den Knorpelstäben des 1. und 2. Kiemenbogens, welche ursprünglich mit noch anderen Bogen ein Befestigungsapparat des Kiemenkorbes sind, dessen einzelne Teile aber bei den höhern Formen Abänderungen erfahren. Die Bogen treten teils in den Dienst des Gehörorganes, teils in denjenigen des Kehlkopfes. Solcher Wechsel der Funktion bedingt einen Wechsel der Form. Aus den einfachen Stäben entstehen neue und verschiedene Apparate und dieser Prozess lässt sich bei den einzelnen Wirbeltierklassen während des fötalen Lebens verfolgen. Die Ergebnisse der Untersuchung zeigen die Gleichwertigkeit (Homologie) dieser komplizierten Teile durch das ganze Wirbeltierreich und werden so zu einem Beweis für die morphologische Übereinstimmung funktionell verschiedener Organe. Die knorpeligen Kiemenbogen der Fische kehren also bei den höhern Wirbeltierklassen wieder, wobei sich zeigt, dass schon Vorhandenes benutzt wird, um neue Organe für die höhern Formen daraus hervorgehen zu lassen. Die Art der Veränderungen erscheinen dabei kleiner, als man anfangs glauben möchte. Sie bestehen in der Gliederung zweier Stabenden, die zuerst knorpelig sind (bei den Selachiern), um später zu verknöchern. Anfangs zum Aufhängen des Kiemenkorbes bestimmt, können sie mit der terrestrischen Lebensweise in den Dienst des schalleitenden Apparates treten, weil die Funktion der Kiemen von andern Organen, den Lungen, übernommen wird. Reichert hat nicht die volle Einsicht in die letzten Einzelnheiten des Vorganges gewonnen, weil es ihm nicht möglich war, alle Schwierigkeiten zu überwinden (1837), allein er hat die Tragweite des ganzen Vorganges aufgedeckt. Im übrigen sind selbst heute noch nicht alle Fragen in befriedigender Weise gelöst. Das oben Mitgeteilte stellt das Ergebnis der heutigen Anschauungen über den noch nicht völlig aufgeklärten Entwickelungsprozess dar.

Moldenhauer, Morphol. Jahrb. 3. Bd. 1877. — Salensky, ebenda. Bd. 6. 1880 — Fraser, Phil. Transact. 1882. — Gradenigo, Wien. med. Jahrb. 1887. — Piersol, Zeitschr. f. wiss. Zool. 1888.

Entwickelung der Ohrmuschel und des äusseren Gehörganges.

Die Ohrmuschel bildet sich aus dem ersten und zweiten Kiemenbogen und zwar jenen Partien, welche die äussere Kiementasche umgeben. Es treten an den ursprünglich glatten Kiemenbogen erst schwach angedeutete, dann mehr und mehr stärker hervortretende Aurikularhöcker, Colliculi branchiales, hervor (Fig. 363), von denen zwei dem ersten Unterkieferbogen und drei dem zweiten oder dem Hyoidbogen

angehören. Die Figg. 369 und 370 zeigen die Aurikularhöcker in ihrer weiteren Ausgestaltung und die beigefügten Namen lassen die Verwendung für den Ausbau der einzelnen Teile der Ohrmuschel leicht erkennen. Die Höcker schliessen sich zunächst zu einem plumpen Ring aneinander, bei dessen Entstehung das Tuberculum intermedium (Fig. 369) eine hervorragende Rolle spielt. Es umgreift kaudal den embryonalen Anthelix

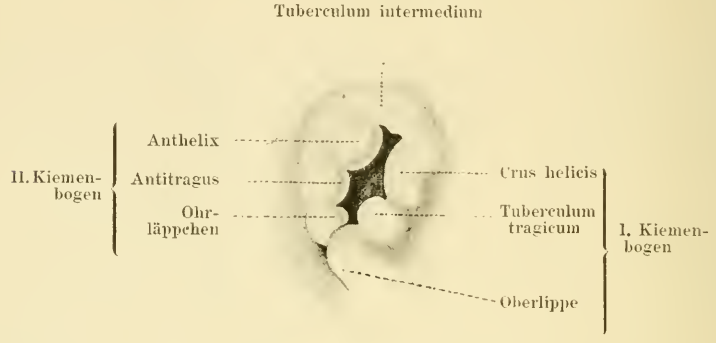


Fig. 369.
Rechtes Ohr. Menschlicher Embryo, 5. Woche. Die Auricularhöcker in weiterer Entwickelung.

und Antitragus mit Hülfe eines hackenförmigen Wulstes, dessen Verhalten auf den Figg. 370—372 unter der Bezeichnung Helix dargestellt ist; der Wulst gelangt bis zu dem ventralen Ende des Hyoidbogens und hat, im fünften Monat, den dorsalen Teil des Helix hergestellt. Die beiden Aurikularhöcker des Hyoidbogens, welche durch den Verlauf des Helix berührt werden, wandeln sich in Anthelix und Antitragus um (Figg. 370 bis 372). Das Tuberculum intermedium verbindet sich auch mit denjenigen Aurikularhöckern, welche in Fig. 369 als Crus helicis und Tuberculum tragicum bezeichnet sind und dem ersten Kiemenbogen angehören. Das Crus helixis nimmt rasch an Umfang zu (Figg. 371 und 372), während das Tuberculum tragicum im Vergleich langsam wächst und als Tragus ventral rückt. Der Oberlippenhöcker, der in den Figg. 369 u. 370 noch auffallend dicht an dem Tragus lag, geht in den folgenden Stufen in der Wangenfläche unter und hat mit der weiteren Ausbildung des Ohres nichts mehr zu thun. Die aus den einzelnen

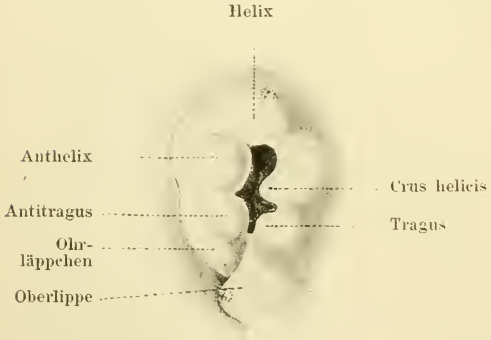


Fig. 370.
Rechtes Ohr. Menschlicher Embryo, 6. Woche.

Höckern hervorgegangenen Bildungen liegen der Kopffläche (Fig. 372) dicht an; im Beginn des dritten Monates wird die Ohrmuschel mehr und mehr frei, der hintere Rand (Helix) richtet sich auf und deckt den Anthelix etwas zu. Dieselbe Erscheinung kehrt bei Säugetieren (Schaf, Schwein) wieder, wobei es zur Entwickelung der Ohrspitze kommt. Im vierten Monat weicht der Helix wieder an seine frühere Stelle zurück; nun wird der Anthelix in seiner ganzen Ausdehnung frei, um mit samt dem Helix die obere Abteilung des Ohres auszubauen. Der letztere erhebt sich vom Crus helicis, umgreift (aufsteigender Teil) oben das Ohr, und steigt hinten herab, um auf den Rand des Ohrläppchens auszulaufen. Anfangs fehlt der umgeschlagene Rand, und es ist nur eine seichte Fossa helicis vorhanden. Mit dem Umkrempen des Helix wird die gekrümmt verlaufende Fossa helicis immer tiefer (5. Monat), jedoch nicht gleichmässig im ganzen Verlauf, sondern zuerst an dem hinteren Ohrrand. Der Leistenschenkel, Crus helicis, anfangs im Vergleich zu später, plump (Figg. 363, 369 und 371), dringt in die Tiefe der Ohrmuschel, und verwächst sowohl mit dem Anthelix (4. Monat) als mit dem Antitragus. Der Anthelix ist bei dem 9 cm langen Fötus ein ungegliederter, schief aufsteigender Wulst, dann erst entstehen seine beiden Schenkel: Crus anthelicis superius et inferius. Tragus und Antitragus machen ebenfalls einen Formwechsel durch, doch ist er nicht so auffallend, wie derjenige des Helix und Anthelix. Immerhin ist folgendes bemerkenswert: der Antitragus zeichnet sich dem Tragus gegenüber durch ansehnliche

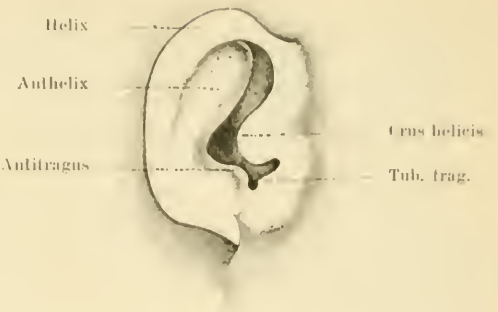


Fig. 371.
Rechtes Ohr. Menschlicher Embryo von 8 Wochen.

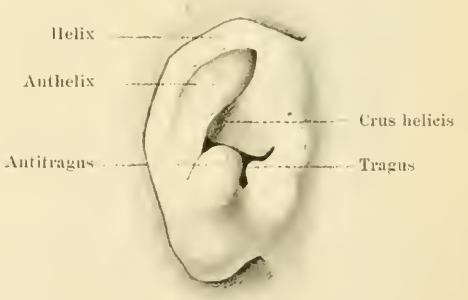


Fig. 372
Rechtes Ohr. Menschlicher Fötus von etwa 5 Monaten.

Fig. 373.
Linkes Ohr eines menschlichen Embryo aus dem 4. Monat. 2mal vergr. Mit drei Höckerchen am Tragus. Aus Schwalbe, Äuss. Ohr, in Bardeleben Handb. der Anat. 6. Lief.

Grösse aus (Figg. 371 und 372), noch bis gegen Ende der fötalen Zeit ist er ein mächtiger Vorsprung. Die Furche, die ihn anfangs von dem Anthelix getrennt hat, weitet sich nach und nach aus und bildet einen vertieften Bogen, der mit der Muschelhöhle, Concha, zusammenhängt. Der Tragus bleibt scharf abgegrenzt, dagegen gliedert er sich. Am oberen wie an dem unteren Rande tritt je ein sekundäres Höckerchen auf: wodurch schliesslich drei zum Vorschein kommen. Dasjenige an dem oberen Rand erscheint häufiger. Die Fig. 373 zeigt diese drei Höckerchen am Tragus und fünf vergängliche Querfalten, welche den Längsleisten des Ohres langohriger Tiere entsprechen.

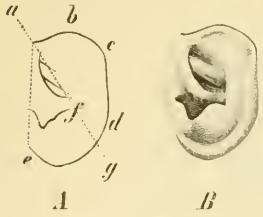


Fig. 374.

Linkes Ohr eines 6 Monate alten menschlichen Embryo. *ae* Ohrbasis, *c* Ohrspitze, *b* Scheitelspitze, *d* unterer hinterer Winkel. Aus Schwalbe, Äuss. Ohr in Bardeleben's Handb. d. Anat. 6. Lief.

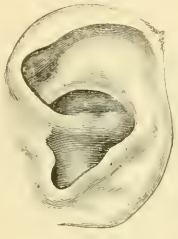


Fig. 375.

Ohr eines neugeborenen Knaben mit konvergierenden Härchen an der stark ausgebildeten Darwin'schen Spitze. Aus Schwalbe, Äusseres Ohr in Bardeleben's Handbuch. 6. Lief.

Fig. 376.

Rechtes Ohr. Menschlicher Fötus vom 6. Monat. Nat. Grösse. Makaken-Ohr, nach Schwalbe.

Die Ohrmuschel verdankt also ihre Entstehung Höckern der beiden Kiemenbogen. Die nämlichen Elemente helfen auch zur Entstehung der Säugetierohren, aber sehr früh machen sich schon Unterschiede z. B. bei Schweinsembryonen von 13 mm und 15 mm Nackenlänge bemerkbar, während noch bei denjenigen von 12 mm Nackensteisslänge die Übereinstimmung mit menschlicher Form ansehnlich ist. — Mit Rücksicht auf die Theorie „Delinquente nato" ist der Formentwickelung der Ohrmuschel grosse Aufmerksamkeit geschenkt und es sind viele Anomalien festgestellt worden, wie z. B. das mit der Wange verwachsene Ohrläppchen, sehr massige Ohrläppchen, bandförmig verbreiterter Helix (das sog. nicht umsäumte Ohr); glatter nach hinten und oben ausgedehnter und zugespitzter Helix (Makaken-Ohr); drei Schenkel am Anthelix statt zwei, Fehlen des Helix und Anthelix u. a. m. Die meisten dieser Anomalien lassen sich als Hemmungsbildungen deuten[1]). Manche der Entwickelungsstufen erinnern an pithekoide Formen. An dem Ohr des menschlichen Fötus aus der 2. Hälfte des 5. Monates ist am Helixrand eine doppelte Spitze nachzuweisen: die Scheitelspitze, welche tierähnlich, theromorph, genannt werden muss; bei den Tieren führt ihre weitere Entwickelung zur Ausbildung der charakteristischen Ohrspitze, die allgemein bekannt ist; die Darwin'sche Spitze, an dem hintern Rande des Helix. Der Helix ist dabei noch nicht umgeklappt (Fig. 374). Je weiter die Entwickelung des Menschenohres fortschreitet, desto mehr schwinden diese Tierähnlichkeiten, schon bei einem menschlichen Fötus des 6. Monates wird die Scheitelspitze durch den umgebogenen Rand unsichtbar wie bei dem

[1]) Eine Statistik solcher Anomalien an 25 000 Männern aus Turin siehe bei Gradenigo, Arch. f. Ohrenheilk Bd. 30.

Neugeborenen (Fig. 375), dagegen bleibt die Darwinsche Spitze noch erhalten. Diese Ohrform gleicht dem Ohr des Cercopitheeus erythraeus. Fällt die Darwinsche Spitze noch stärker auf, so erhält die ganze Ohrmuschel Ähnlichkeit mit derjenigen eines Makaken (Fig. 376). Mit dem 8. Monat beginnt die Weiterentwickelung den direkten Weg nach der menschlichen Form einzuschlagen.

Aurikularhöcker sind auch bei den Vögeln in der Umgebung der ersten Kiemenspalte vorhanden. Sie verlieren aber bei dem Hühnchen vom siebenten Tage an ihre umschriebene Form; das ventrale Hügelpaar verlängert sich und bildet einen erhöhten Rand, der die Ohröffnung umgiebt und nach oben hin allmählich wieder sich fortsetzend, die dorsalen, naheliegenden Höcker in sich aufnimmt. Die gerundete Bucht zwischen dem ventralen Hügelpaar ist homolog mit der Incisura intertragica der Säuger. Der Tragus stammt hier wie dort von dem ersten Kiemenbogen, der Antitragus von dem zweiten Kiemenbogen. Nachdem keine Ohrmuschel entsteht, wie bei den Säugern, lässt sich die homologe Gestaltung bei den Vögeln nur zwischen 6—10 Tage der Bebrütung erkennen. — Bei den Säugern wie bei den Vögeln entsteht nach dem Gesagten jedes Ohr aus zwei Hälften, die man als Pars mandibularis und Pars hyoidalis bezeichnen kann. Der P. mandibularis ist in der Regel viel weniger entwickelt als der Hyoidalis.

Umwandlung der ersten Kiementasche.

Die erste Kiementasche wandelt sich in den Porus acusticus externus, in die Muschelhöhle, Concha auriculae, und in die Incisura intertragica um. Die Vorgänge dabei sind folgender Art: Die Kiementasche erhält zackige Ausbuchtungen, welche zwischen die Höcker des ersten und zweiten Kiemenbogens etwas eingreifen (Figg. 369—372). Das ventrale Ende läuft bei Embryonen vom Schluss des ersten Monats noch frei aus. Mit der fünften Woche erfolgt die Abgrenzung durch den Unterkieferbogen, dadurch, dass er mit dem benachbarten ventralen Ende des Hyoidbogens inniger verwächst. Die Spalte nimmt nun bald an Weite und Tiefe zu (Fig. 369). Aus der Tiefe taucht als Fortsetzung des Crus helicis eine kleine Erhebung auf (Tuberculum centrale His), welche eine obere Grube (später Cymba conchae und eine untere Grube (später Cavum conchae) abgrenzt. Die ventrale Fortsetzung der Tasche wird später zur Incisura intertragica (Figg. 369—372), die dorsale zieht sich zwischen Helix und Anthelix in die Höhe und läuft später in den Anfang der Fossa helicis aus. Der Eingang in den äusseren Gehörgang entsteht unmittelbar hinter dem Tuberculum tragicum: dort vertieft sich die Tasche mehr und mehr und führt zu dem Trommelfell hin. Der Porus acusticus externus geht demnach bei dem Menschenembryo aus dem mittleren Teil der ersten Kiemenspalte hervor und zwar näher der ventralen als der dorsalen Ecke. Der äussere Gehörgang selbst, entsteht in seinem knorpeligen Teile durch Wachstum von der Concha aus, denn der Abstand von dem Mittelohr wird durch die Zunahme des Gesichtsschädels und namentlich des Unterkiefers beständig grösser. Der Knorpel der Muschel, der am Ende des

zweiten Monats bemerkbar wird, beteiligt sich an der Herstellung des knorpeligen Abschnittes des Gehörganges. Ein selbständig auftretendes Knorpelstückchen soll dabei erscheinen.

Die knöcherne Abteilung des Gehörganges entsteht wesentlich aus der Umbildung des Annulus tympanicus (Fig. 368). Er ist ein fast ringförmiger Knochen und ein dem Cranium ursprünglich fremder Skeletteil. Er liegt lateral und abwärts gerichtet am Felsenbein und stellt einen Rahmen für das Trommelfell her. Der oben offene Teil des Ringes lehnt sich an das Squamosum an und verbindet sich später auch mit dem Petrosum. Dadurch wird ein Raum umgrenzt und in das Innere des Schläfenbeines aufgenommen, der früher zur Zeit der Kiemenspalten extrakraniell war und bei allen Stapedifera während eines ansehnlichen Teiles des fötalen Lebens extrakraniell ist. Dieser Annulus tympanicus wächst in Röhrenform aus und bildet dadurch den knöchernen Gehörgang. Im zweiten Jahre tritt in der unteren Wand eine Lücke auf, die sich im Laufe des ersten oder zweiten Decennium schliesst.

Der äussere Gehörgang besitzt bei den Föten des Menschen und denen der Säuger keine Lichtung; er ist verschlossen durch Epidermiszellen. — Die Ohrenschmalzdrüsen erscheinen im fünften Monat und entstehen durch Auswachsen der äusseren Wurzelscheide des schon vorhandenen Haarbalges. Sie münden noch beim Neugeborenen in die Haarbälge, bei dem Erwachsenen auf die freie Hautfläche (wohl infolge der Vergrösserung des Gehörganges). — Die embryonalen Massen, welche zu dem Aufbau des Mittelohres und der Ohrmuschel verwendet werden, sind im Verhältnis zum Auge und seiner Umgebung sehr umfangreich (Fig. 377) und nehmen rasch an Grösse zu.

His, Anatomie menschlicher Embryonen, a. a. O. Bd. 3. 1885. — Alzheimer, Würzb. Verh. 1888. — Schwalbe, G., Anat. Anz. 1889; und Festschr. f. R. Virchow. 1891. — Kastschenko, Arch. f. mikr. Anat. 1887.

IV. Entwickelung des Geruchsorganes.

Die Entwickelung des Geruchsorganes beginnt mit dem Auftreten von zwei Riech- oder Nasengrübchen, welche symmetrisch am Vorderkopf an der Wölbung des Grosshirnbläschens auftreten. Sie sind stumpf birnförmig, mit dem schmalen unteren Ende gegen die Mundbucht gerichtet (Fig. 226, S. 237) und durch einen breiten Internasalraum voneinander getrennt. Sie wechseln wiederholt die Form, werden zunächst rundlich, dann oval, mit breitem, wulstigem Rand (Fig. 377) und stellen dann zwei Riechfelder dar, welche noch keine Verbindung mit der Mundhöhle besitzen. Jedes Riechfeld wird medial durch den inneren, lateral durch den äusseren Nasenfortsatz begrenzt und vertieft, denn die beiden Nasenfortsätze stehen anfangs rüsselartig nach vorn (Fig. 378 und Fig. 242, S. 411). Lateral und unten ist jederzeit die seichte Nasenrinne bemerkbar, welche ziemlich tief zwischen die beiden Nasenfortsätze eindringt, aber von Ektodermzellen ausgefüllt ist. Bei dem

Menschenembryo von 10,2 mm Länge ist ihr vorderes Ende eine kurze Strecke etwas offen und dort 0,6 mm tief. Der in der übrigen Rinne vorhandene Strang von Ektodermzellen verbindet die Nasenblindsäcke mit der Mundrachenhöhle; er löst sich bei menschlichen Embryonen nach der 4. Woche allmählich auf, wodurch der kurze Nasenrachengang, Ductus nasopharyngeus allmählich hergestellt wird, dessen Mündung sich an dem Dach der Nasenrachenhöhle dicht hinter dem Os intermaxillare befindet (Fig. 380). Das vordere Ende des Ganges ist früher vollendet, als das hintere, an dem noch einige Zeit ein dünner Epithelhäutchen bestehen bleibt, die Membrana buccopharyngea. Mit dem Durchbruch dieses Membran ist eine primitive Choane entstanden, welche (Fig. 380) nach

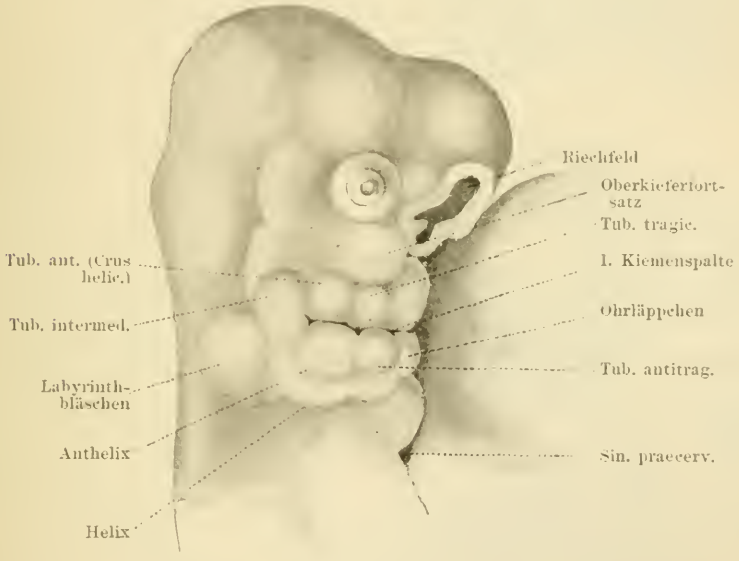


Fig. 377.
Kopf und Hals eines menschlichen Embryo von 10,2 mm Länge, der Kopf senkrecht orientiert.

Form und Lage verschieden ist von der Definitiven. — Der kurze Nasenrachengang, der vorher nur durch Ektoderm verschlossen war, wird nunmehr auch durch Mesoderm gegen die Mundhöhle hin dadurch abgegrenzt, dass die mesodermalen Zellen, die den epithelialen Strang durchbrechen, den inneren und äusseren Nasenfortsatz an ihrer basalen Fläche zur Verwachsung bringen. Der Boden dieser primitiven Nasenhöhle ist damit hergestellt und die nun folgende Entwickelung des Gaumens bringt der Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens zuerst mit dem äusseren, dann mit dem inneren Nasenfortsatz, der länger ist (Fig. 378), zur Verwachsung. Nach all diesen Vorgängen ist eine doppelte, kurze, kanal-

artige Nasenhöhle entstanden, von grosser Einfachheit des Baues, durch eine Scheidewand getrennt, der die Muscheln und die Nebenhöhlen fehlen, und deren glatte Wände von einem hohen Epithel, das von Ektodermzellen abstammt, bekleidet sind.

Dieser Entwickelungsgang der primitiven Nasenhöhle des Menschen ist erworben; bei Selachiern und Teleostiern verläuft der Prozess in der nämlichen Weise. Die laterale Wand der Riechgruben ist mit dem lateralen Nasenfortsatz der Reptilien und Säuger vergleichbar, die mediale Wand dem inneren Nasenfortsatz der höheren Tiere. Die inneren Fortsätze werden bei den Selachiern breit (Fig. 188) und beteiligen sich wie bei den Primaten auch an der Begrenzung des Mundes. — Wird die Nasenrinne und der ektodermale Strang in ihr durch Mesoderm nicht verschlossen, so führt dies zu kongenitalen Nasenspalten. Unterbleibt der Durchbruch des Nasenrachenganges nach der Mundrachenhöhle hin, so kommt es zu einer Atresie der Nasenlöcher dadurch, dass Mesoderm durch allzustarke Wucherung den Nasenrachengang verschliesst. Bei allen Wirbeltieren besteht die Anlage des Geruchsorganes in paarigen Riechgruben, um in diesem Zustand entweder zeitlebens zu verharren, wie bei den Fischen, oder sich durch einen Kanal mit der Rachenhöhle zu verbinden (Stapedifera). Durch diese Verbindung wird schon bei den Amphibien dem Nasengang noch die Funktion eines Luftweges zugeteilt; die Verlagerung der inneren Öffnung aus dem vorderen Abschnitt der Rachenhöhle in den hinteren ist eine Verschiebung, welche allmählich im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwickelung von den Amphibien bis zu den Primaten eintritt. Während der Ontogenie wiederholt sich der nämliche Prozess immer aufs neue: zuerst sind nur Riechgruben vorhanden, wie bei den Fischen; dann entsteht ein kurzer Ductus naso-pharyngeus, wie bei den Amphibien (Fig. 380), endlich tritt die Verlängerung dieses Ganges auf mit der Ausbildung des harten und weichen Gaumens. Die primitive innere Nasenöffnung liegt anfangs überdies horizontal (Fig. 380) wie bei den Reptilien, um sich dann bei den Primaten allmählich aufzurichten, wie an den Choanen bemerkbar ist. — Bei dem Gehörorgan lässt sich ebenso wie bei dem Geruchsorgan die Differenzierung einer oberflächlichen Integumentstrecke zu einem Sinnesorgan direkt beobachten. Bei einem menschlichen Embryo von 8,5 mm (Ende der vierten Woche) besteht die Riechgrube aus einem wenig vertieften Felde von 0,64 mm Länge. Das Epithel besitzt eine Dicke von 54—75 μ Dicke (Kölliker). Bei den um einige Tage ältere Embryonen wie in Fig. 377 ist die Mulde des Nasenfeldes nicht eben, sondern zeigt Erhebungen, deren Natur noch nicht aufgeklärt ist. Die

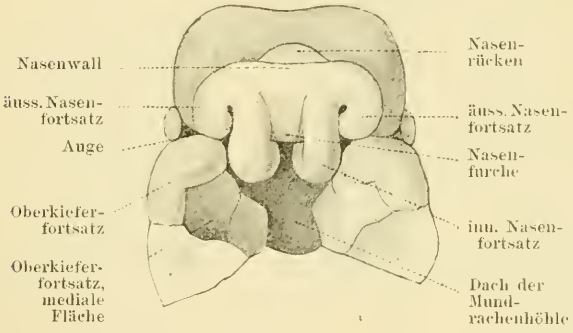


Fig. 378.

Menschlicher Embryo. Kopf von vorn, Mundrachenhöhle geöffnet durch Wegnahme des Unterkieferbogens, die Augen quer gegenüber. Rekonstruktion. Nach His.

ersten Anlagen der Riechfelder, liegen weit von einander entfernt, wie die Augenbecher. Im weiteren Verlaufe des Umbildungsprozesses macht sich immer mehr das Bestreben geltend, die Nasenhöhlen von ihrer seitlichen Lage gerade nach vorn zu bringen.

Die allgemeinsten Verhältnisse der Nasenhöhlen, ihre Lage neben und über den freien Enden der Trabekel (Knorpel der primitiven Schädelbasis) wiederholen sich, von den Selachiern angefangen, in der Entwickelungsgeschichte aller höheren Wirbeltiere.

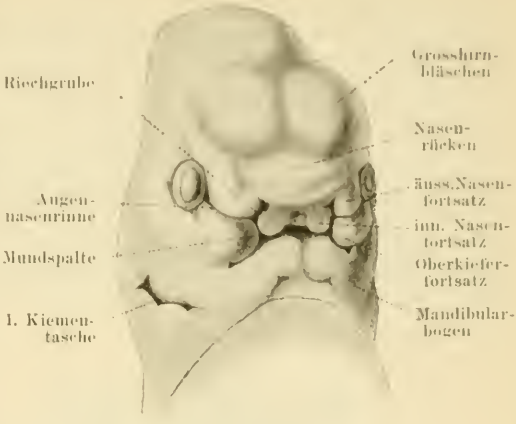


Fig. 379.

Kieferbogen in weiterer Ausbildung. Kopf. Menschlicher Embryo von 13,7 mm Nackenlänge. Eingang in die Mundrachenhöhle. Rekonstruktion. Nach His.

Die primitive Nasenhöhle ist von Mesoderm umgeben, später stellt sich daraus eine knorpelige Nasenkapsel her, von der zuerst, in dem noch breiten Interorbitalseptum eine verdichtete Platte entsteht, welche allmählich in Hyalinknorpel übergeht (siehe den Abschnitt Craniogenesis). Auf der Höhe der Entwickelung besteht die knorpelige Nasenkapsel aus zwei Seitenlamellen, den Seitenwänden der Nasenhöhle, sowie einer medianen Scheidewand, welche die Höhle in zwei Hälften teilt (Fig. 381), und oben mit den Seitenlamellen zusammenhängt. Gegen die Schädelhöhle zu besitzt die Kapsel Öffnungen für den Durchtritt der Riechnerven. Das Ende der knorpeligen Seitenlamelle bildet die untere Muschel. Die folgenden Angaben betreffen nur eine Hälfte der paarigen Nasenkapsel und vor allem die Seitenlamelle. Sie zeigt aussen gegen die Augenhöhle zu eine glatte, etwas gewölbte Fläche, an der allmählich eine Nische für die Aufnahme der Kieferhöhle zum Vorschein kommt.

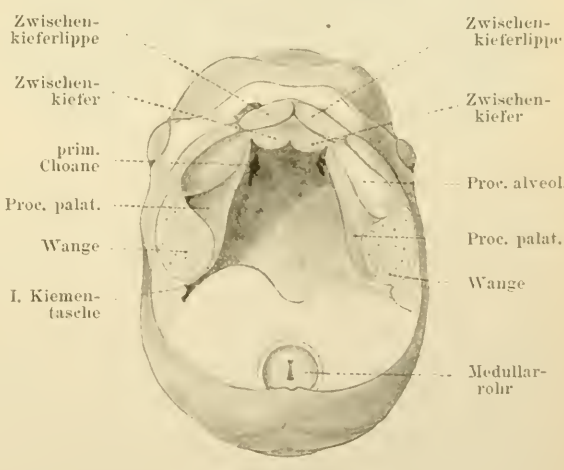


Fig. 380.

Die Mundrachenhöhle mit der Anlage des Zwischenkiefers von unten gesehen. Menschlicher Embryo von 8 Wochen. 6 mal vergr.

Innen treten an der Seitenlamelle Knorpelstreifen auf, mit embryonalem Epithel und Mesoderm überzogen, welche sich zu Vorsprüngen und dann durch Einrollen zu den Nasenmuscheln, den Conchae, entwickeln (Figg. 381 und 382). Sie nehmen rasch an Ausdehnung zu und bald ist die Innenfläche mit den fötalen Hauptmuscheln bedeckt, die alle nach dem nämlichen Typus gebaut sind, in einer Reihe hintereinander stehen, sich dachziegelförmig decken, an der horizontal gestellten Siebplatte entspringen und gegen den vorderen, unteren Winkel des Keilbeinkörpers hin konvergieren, ohne jedoch, mit Ausnahme der sechsten Muschel, das hintere Ende der Nasenkapsel zu erreichen. Zu diesen Bildungen an jeder Seitenwand kommen nach Nebenmuscheln, welche nach demselben Typus gebaut sind, ebenfalls aus Knorpel und Schleimhaut bestehen, aber von den Hauptmuscheln bedeckt werden (Fig. 383, bei 1). Die Zahl der letzteren kann bis auf sechs steigen, sie bleiben aber nicht alle erhalten, sondern werden auf die bei dem Erwachsenen vorhandene Zahl von drei oder vier Nasenmuscheln mit dem Beginn der Verknöcherung reduziert. Die Reduktion erfolgt in der Weise, dass die Ossifikation das Bindegewebe durchbricht, auf benachbarte Hauptmuscheln übergreift und so allmählich die dauernden Zustände herbeiführt. Entsprechend den sechs Muscheln des vierten Monats hat jede laterale Fläche der Nasenkapsel sechs Hauptfurchen, deren Anordnung aus dem Schema Fig. 383 hervorgeht. Jede hat einen, steil gegen die Lamina cribrosa aufsteigenden Schenkel (Crus adscendens) und einen zum Gaumen absteigenden (Crus descendens). Die aufsteigenden Furchenschenkel schliessen sich fast regelmässig; von den absteigenden Schenkeln kann sich ebenfalls jeder, mit Ausnahme des ersten vollkommen zurückbilden. Für die fünfte und sechste Furche gilt dies als Regel. Damit schwinden auch die Muscheln und entstehen einige jener Varianten, welche die systematische Anatomie beschreibt.

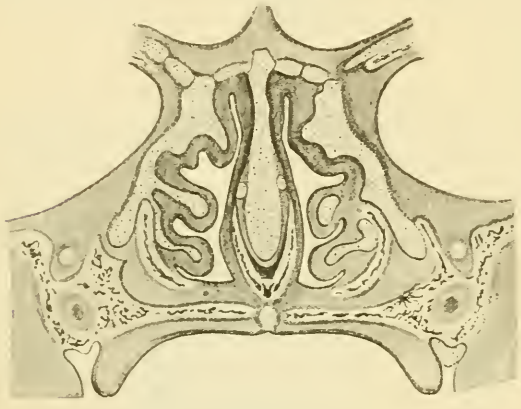


Fig. 381.

Frontalschnitt durch das Nasenskelett eines menschlichen Fötus von 8 cm Länge, hinten der Crista galli. Nach Dursy.

Die einzelnen Muscheln des Erwachsenen stammen ontogenetisch von folgenden fötalen Hauptmuscheln:

Die untere Muschel von der untern fötalen Hauptmuschel (Fig. 382);

die mittlere Muschel von dem absteigenden Schenkel der zweiten fötalen Hauptmuschel (Fig. 382);

die obere Muschel (Concha Morgagni) von dem absteigenden Schenkel der dritten fötalen Hauptmuschel, wenn noch eine oberste Muschel existiert. Fehlt eine solche, dann vereinigt die obere Muschel die absteigenden Schenkel der 3.—5. fötalen Hauptmuscheln in sich;

die oberste Muschel (Concha Santorini) geht, wenn vorhanden, aus dem absteigenden Schenkel der 4. und 5. fötalen Hauptmuschel hervor;

die sechste fötale Hauptmuschel geht gewöhnlich ganz oder teilweise in der Bildung der Keilbeinhöhle auf.

Die Nasengänge des Erwachsenen stammen ontogenetisch von folgenden fötalen Nasengängen:

der untere Nasengang von der unteren fötalen Hauptfurche (Fig. 382);

der obere Nasengang aus dem absteigenden Ast der zweiten fötalen Hauptfurche;

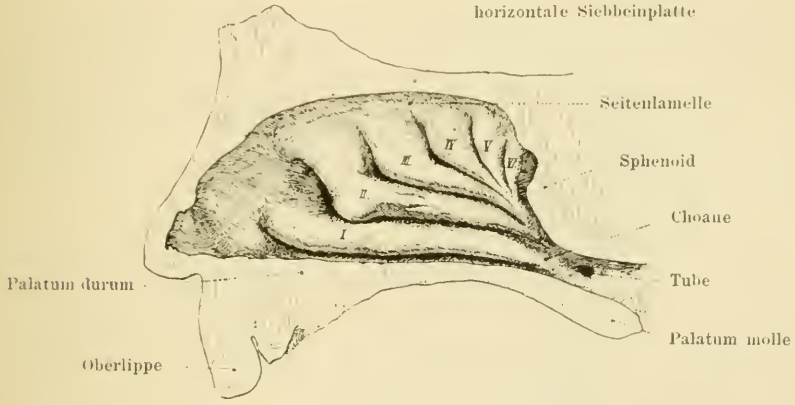


Fig. 382.

Rechte Seitenlamelle der Nasenhöhle mit den fötalen Muscheln und den Hauptfurchen. Schematisch. Nach Killian. *I—VI* fötale Nasenmuscheln.

der oberste Nasengang aus dem absteigenden Ast der dritten fötalen Hauptfurche.

Ausnahmen von dieser Regel sind beobachtet.

Die Nasenhöhle ist also, was die Muscheln betrifft, bei dem Fötus komplizierter gebaut, als bei dem Erwachsenen und es finden beträchtliche Rückbildungen statt. Allein auch fortschreitende Metamorphosen sind nachzuweisen. Die Nebenmuscheln und die dazwischen befindlichen kleinen Gänge (Fig. 383) werden zur Herstellung der Nebenhöhlen, der Sinus, verwendet, nämlich der Stirn-, Keil- und Kieferhöhlen und der Siebbeinzellen; dies geschieht dadurch, dass die Nebengänge sich ausweiten. Am durchsichtigsten ist der Prozess bei der Stirn- und der Keilbeinhöhle. In der Stirngegend des viermonatlichen Fötus haben sich mehrere Nebenmuscheln und Nebengänge entwickelt (Fig. 383). Sie vergrössern sich allmählich, dringen gegen das

Stirnbein vor und bilden im Laufe von mehreren Jahren endlich jene grossen Räume, welche als Sinus frontales bezeichnet werden (Fig. 383). und in besonderen Fällen selbst die Orbita bedecken können.

Die Keilbeinhöhle, Sinus sphenoidalis, entsteht in dem hintersten Teil der ursprünglichen Nasenhöhle (Fig. 383), und zwar in der Haupthöhle. Das dort vorhandene, eingerollte hintere Ende der Seitenlamelle weitet sich nach und nach aus und stellt allmählich die Keilbeinhöhle her, welche in den Körper des Keilbeins eindringt. Bei den Quadrupeden, inklusive der Halbaffen, ist sie ganz oder zum Teil durch eine Partie der hinteren Muscheln erfüllt.

Der Sinus maxillaris ist als kleine Auftreibung schon früh auf der Seitenlamelle angedeutet. Er entwickelt sich in der unteren Abteilung der Nasenhöhle, ebenfalls unter Beteiligung von Nebenmuscheln und Nebengängen.

Die Siebbeinzellen, Cellulae ethmoidalis, gehen aus dem aufsteigenden Teil der Hauptfurchen hervor, die in Fig. 382 abgebildet sind. Sie weiten sich unregelmässig aus, wobei innerhalb der entstandenen pneumatischen Räume kleinere oder grössere Scheidewände auftreten und so eine weitere Zerklüftung herbeiführen. Als allgemeine Regel kann dabei gelten, dass sie sich in Reihen ordnen lassen, welche durch Ausweitungen der Hauptgänge entstehen. Die Räume, welche von einem Gang aus sich entwickeln, können quer unter sich kommunizieren, aber nicht mit denen der benachbarten Spalten. Ist eine Concha Santorini vorhanden, dann lassen sich vier Reihen feststellen, wenn sie fehlt, nur drei. Es herrscht jedoch keine strenge Regelmässigkeit, weil bald die eine, bald die andere Reihe überwiegen kann. Überdies erstrecken sich oft zellige Räume in die Muscheln selbst hinein (Seydel). Die endliche Ausgestaltung der pneumatischen Räume ist individuell verschieden. Während dabei Stirn-Keilbein- und Kieferhöhle beiderseits in andere Gebiete der Schädelkapsel eindringen, bleiben die Siebbeinzellen in der Regel auf das anfangs knorpelige und später knöcherne Siebbein beschränkt.

Gelegentlich können Siebbeinzellen in das Stirnbein oder in das Orbitaldach eindringen. — Die Frage, ob die Nebenhöhlen in der fötalen Periode mit Riechschleimhaut ausgekleidet waren, ist für die kleinen Siebbeinzellen zu bejahen vor der Zeit der sekundären Ausweitung; die Keilbein-, Stirn- und Kieferhöhlen besitzen folglich als sekundäre Ausweitungen der Nasenhöhle kein Riechepithel. Dieses beschränkt sich auf die fötalen Muscheln 2—6, welche den fötalen Hauptgängen entlang ziehen. Die erste Muschel trägt nie Riechepithel. Bei dem Menschen und fast bei allen Primaten entspringen die fötalen Hauptmuscheln von der horizontal gestellten Siebplatte und konvergieren gegen den vorderen Winkel des Keilbeinkörpers. Bei den Quadrupeden verlaufen die Muscheln oder Riechwülste von einer vertikal gestellten Siebplatte aus und nehmen den Verlauf nach vorn gegen die Spitze der Schnauze. Trotz dieses grossen Unter-

schiedes sind die Riechwülste der niederen Säugetiere homolog den Muscheln der Affen und des Menschen und zwar durch die Beziehung beider Bildungen zur Lamina cribrosa und zur Olfactoriusausbreitung. Der erste Riechwulst der niederen Tiere ist sicher homolog der unteren Muschel des Menschen, bezüglich der übrigen ist wegen der Reduktionserscheinungen z. Z. keine endgültige Entscheidung möglich. Die Nasenhöhle dient einer doppelten Funktion, sie birgt das Geruchsorgan und bildet einen Luftkanal für die Atmung. Dieser doppelten Aufgabe ist ihr Bau angepasst; Pars respiratoria und Pars olfactoria kommen zur Ausbildung, sobald die Verbindung der Riechgrube mit der Mundrachenhöhle hergestellt wird. Auch die Muscheln sind dieser doppelten Funktion angepasst. Sie sind Träger der Riechschleimhaut mit der Ausbreitung des Olfactorius und mit einem Sinnesepithel. Dazu gehören alle Muscheln, welche mit der Siebplatte zusammenhängen, also die Muscheln Nr. II—VI (Fig. 382); sie sind die Träger des perzipierenden Apparates in ihrem oberen Teil. Die untere Muschel hat mit der Ausbreitung des Olfactorius nichts zu thun, ebensowenig als der untere Abschnitt der zweiten Muschel. Wahrscheinlich kommt es dort zu einer Reduktion der Nerven des Olfactorius ebenso wie an dem Jacobsonschen Organ (siehe dort).

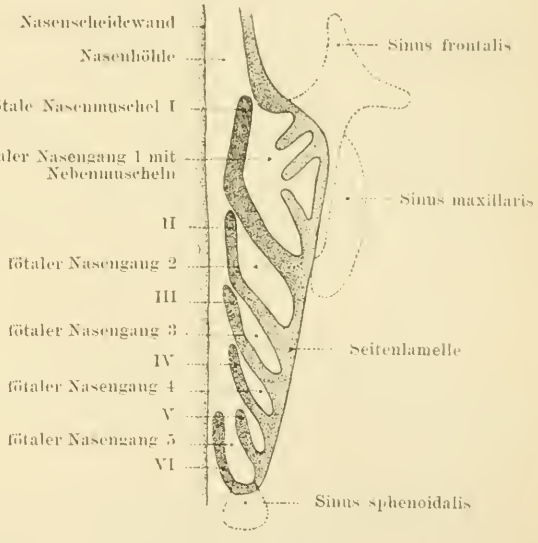


Fig. 383.

Horizontalschnitt durch die rechte Nasenhälfte. Menschlicher Fötus. Schematisch. Nach Killian.

Die Schleimhautfalten der Nasenscheidewand, Plicae septi sind niedrige, seichte, schräg verlaufende Wülste, welche an dem hintern und untern Teile der Nasenscheidewand die Schleimhaut in Falten legen. Sie treten im 4. Fötalmonat auf; von da an steigt die relative Zahl der gefurchten Nasenscheidewände bis zum Ende des 8. Monats und fällt zur Geburt wieder ab. Im 2.—6. Decennium des Lebens finden sich noch etwa 31 % der Kinder mit Falten auf der Nasenscheidewand. Sie scheinen eine, der menschlichen Nasenscheidewand eigentümliche Bildung darzustellen. Die Falten können hypertrophieren und eine aus Lamellen zusammengesetzte Geschwulst darstellen.

Das Jacobsonsche Organ ist ein, in dem Cavum nasale sich abschnürendes kleines Gebilde, das bei den höheren Tieren und dem Menschen rudimentär ist und bei niederen Formen als eine Nebennasenhöhle wahrscheinlich Geruchsempfindungen vermittelt. Bei dem menschlichen Embryo erscheint es zuerst als kreisrundes Grübchen an dem unteren, medialen Ende des Riechfeldes, das in Fig. 377 abgebildet ist. Dem-

nächst gelangt es auf den inneren Nasenfortsatz und findet sich endlich an dem vorderen Ende der Nasenscheidewand unmittelbar vor der Gaumenspalte. Die Mündung ist trichterförmig (48—54 μ weit), der Kanal ist enger, dringt in die Schleimhaut ein, biegt dann nach oben und erweitert sich zu einen kleinen Raum von 0,11—0,12 mm Höhe und 32—37 μ Breite, der abgeschlossen ist. Dieses Organ ist bei dem Embryo reich mit Olfactoriusfasern versorgt, die sich an die mediale Seite begeben, sich jedoch bei Föten des vierten und fünften Monates nicht mehr nachweisen lassen; da auch das Epithel dünner wird, so ist die Vermutung auf frühe Reduktion berechtigt. Bei Säugern erhält es sich besser, und wird von einer Knorpelkapsel (Jacobsonscher Knorpel) umgeben, welche auch bei menschlichen Föten auftritt, jedoch ebenfalls bis auf kleine Reste reduziert wird. Auch bezüglich der Nerven sind die erwachsenen Säuger besser entwickelt. Der Ast des Riechnerven geht nicht zu Grunde wie bei dem Menschen, sondern erhält sich und endigt in einem Sinnesepithel, welches mit dem der Regio olfactoria übereinstimmt. Als weitere Bestandteile des Organes sind anzuführen: zahlreiche kleine, traubige Drüsen, welche in der nächsten Umgebung liegen und deren Ausführungsgänge in das Jacobsonsche Organ münden; Bindegewebe, Gefässe und Zweige des Trigeminus, welche in der Nähe vorbeiziehen. Ferner bestehen bei vielen Tieren Beziehungen zu den Stensonschen Gängen, welche noch von der ursprünglichen Verbindung zwischen Mund- und Nasenhöhle herrühren. Bei dem Menschen heissen diese Gänge Canales incisivi. Ob das Organ des menschlichen Embryo auch bei dem Erwachsenen fortdauert, ist noch nicht festgestellt. Was als solches bezeichnet wird, ein kurzer Gang oben an der Nasenscheidewand (Gang von Ruysch), ist vielleicht nur der Rest einer „septalen Nasendrüse".

Die Wandungen des embryonalen Kanals betragen 48—64 μ, und das Rohr selbst ist an der Stelle des grössten Durchmessers 0,22—0,24 mm hoch und 0,15 mm breit. Eine scharfe Linie begrenzt das Epithel, darauf folgt eine dünne Lage von Mesoderm. Das Epithel ist an der obern und medialen Wand dicker als an den übrigen Stellen und zeigt 4—6 Lagen schmaler Zellen. Diese Angaben beziehen sich auf einen menschlichen Embryo von 21 mm Nackensteisslänge und einem Alter von 8 Wochen. Bei einem menschlichen Embryo gleichen Alters ist die Höhe des Epithelrohres 0,24 mm. Bei menschlichen Föten von $3^1/_2$ Monaten 0,20 und 0,07 mm, und bei zwei fünfmonatlichen Föten 0,21 und 0,35. — Das Epithel ist bei dem 8 Wochen alten menschlichen Embryo 64 μ hoch, bei den 5 monatlichen Föten 0,32 μ hoch. Bei Kaninchen, Hase und Ratte ist ein Nasengaumengang und ein Jacobsonsches Organ vorhanden. Bei der Fledermaus, dem Flughund (Pteropus Edwardsi) und den Affen der alten Welt (Cercopithecus fuliginosus und Innus radiatus) ist zwar ein Nasengaumengang vorhanden, aber das Jacobsonsche Organ fehlt. Beim Seehund (Phoca vitulina) fehlt das Organ und der Nasengaumengang. Eine besondere Stellung nimmt der Mensch ein. Ihm fehlt der Nasengaumengang, das Jacobsonsche Organ liegt wie oben beschrieben und

dessen Deutung noch unsicher. Eine häufige Variante besteht in der Mündung des Jacobsonschen Organs in einen der Stensonschen Gänge (Schaf, Reh, Rind, Schwein, Hund, Katze, Maulwurf, Lemur macaco und Hapale penicillata). Bei Pferd und Esel, bei Kaninchen, Hase und Ratte sind die Olfactoriusäste und das Sinnesepithel stark ausgebildet, obwohl die Verbindung mit der Mundhöhle fehlt. Es muss daher die Annahme fallen, dass die Tiere mit diesem Organ die in den Mund eingeführten Speisen „beriechen". Bei den Fischen fehlt das Jacobsonsche Organ. Es tritt erst bei den Amphibien auf; hier entsteht es durch Abgliederung ein Teiles der Regio olfactoria. Der genetische Zusammenhang wird erwiesen durch die gleiche Innervation und die Übereinstimmung des spezifischen Epithels. Bei den Schildkröten bildet das Jacobsonsche Organ noch einen Teil der Nasenhöhle selbst und entbehrt der besonderen Verbindung mit der Mundhöhle. Bei den Schildkröten und den Amphibien ist wegen den Beziehungen der Nasen- zur Mundhöhle eine Kontrolle des Mundhöhleninhaltes durch Vermittlung des Exspirationsstromes wohl denkbar, dagegen kaum bei anderen Reptilien. — Bei den Schildkröten steht eine Drüse, Glandula nasalis medialis durch die Lage ihrer Mündung in Beziehung zu dem Jacobsonschen Organ.

Litteratur über die Entwickelung des Geruchsorganes: Zuckerkandl, Das periphere Geruchsorgan der Säugetiere. Stuttgart 1887. — Seydel, Morph. Jahrb. Bd. 17. 1891. — His, Arch. f. Anat. 1892. — Keibel, Anat. Anz. 1893. — Killian, Arch. f. Laryngologie. Bd. 2—4. 1894—96. — Jacobsons Mémoire über seine Untersuchungen soll nie erschienen sein. — Bekannt ist der Rapport de M. Cuvier, Sur un mémoire de M. Jacobson: Ann. Mus. d'hist. nat. T. 18. 1811. — Kölliker, Festschr. z. Jubiläum der Univ. Zürich. 1883. — Gegenbaur, Morph. Jahrb. Bd. 11. 1886. — Herzfeld, P., Zool. Jahrb., Abteil. f. Anat. Bd. 3. — Seydel, Morph. Jahrb. Bd. 23. 1895; und Festschr. f. C. Gegenbaur. 1896.

V. Entwickelung des Geschmacksorganes.

An allen Stellen, an denen die physiologische Forschung Geschmacksvermögen zu konstatieren vermochte, entstehen im geschichteten Epithel der Schleimhaut knospenartige Gebilde, nach ihrer Gestalt Schmeckbecher (Schwalbe) oder Endknospen (Merkel). Die erstere Bezeichnung erhielten sie wegen ihrer Ähnlichkeit mit den homologen becherförmigen Organen der Fischepidermis (Leydig). Die becherförmigen Organe sind in allen Wirbeltierklassen mit Ausnahme der Vögel gefunden worden. Sie sind bei vielen Knochenfischen über die ganze Körperhaut verbreitet, am Kopf und an den Barteln am häufigsten. Sie entstehen durch verschiedene Ausgestaltung ektodermaler Zellen, ähnlich wie dies bei der Entwickelung des Cortischen Organs genauer vorgeführt worden ist. Die grosse Verbreitung der becherförmigen Organe bei Fischen, auch bei Amphibien, im Integumente wie in der Mundhöhle, macht es wahrscheinlich, dass die Schmeckbecher der Säuger von den niederen Tieren ererbt sind.

F. E. Schulze. — Todaro, Gli organi del gusto e la mucosa boccobranchiale di Selaci. Roma 1873. — Bugnion, Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. 1873. — Maurer, Die Epidermis, a. a. O. Siehe dort ausführliches Litteraturverzeichnis.

Von der Geburt und der Entwickelung nach der Geburt.

Neun Sonnenmonate oder zehn Mondesmonate dauert die Entwickelung der menschlichen Frucht oder etwa 270—280 Tage. Genau lässt sich die Zeitdauer nicht bestimmen, weil der Zeitpunkt der Imprägnation des Eies durch den Samen unbekannt ist. Oben ist der Umstand erörtert worden, dass sie vor der zuerst ausbleibenden Periode oder bald nach der zuletzt dagewesenen erfolgen kann. Wann sie im einzelnen Fall eintritt, wird durch kein äusseres Zeichen angedeutet. Das praktisch unabweisbare Bedürfnis, einen bestimmten Termin als Anfang der Schwangerschaft zu haben, hat allgemein dahin geführt, den Eintritt der zuletzt dagewesenen Periode als solchen zu nehmen. Noch weniger Genauigkeit bietet die Rechnung nach der Zeit der ersten von der Mutter wahrgenommenen Kindsbewegungen, da sie zwar am häufigsten gegen die 18. Woche bemerkt werden, jedoch mitunter schon vor der 20. Woche, in anderen Fällen erst nach der 20. wahrgenommen werden. So sind die Grenzen der Schwangerschaftsdauer also nicht mit voller Genauigkeit zu bestimmen. Nach den vorliegenden Erfahrungen wird angenommen, dass ein reifes Kind etwa innerhalb 240—320 Tagen nach der letzten Periode geboren werden kann. — Das Kind atmet sogleich und schreit, sobald seine Atemwerkzeuge von dem die Geburt begleitenden Drucke frei geworden sind. Der Nabelstrang wird von denjenigen, die bei der Geburt Hilfe leisten, unterbunden und durchschnitten. Bei den Tieren zerreisst er bei der Geburt meist von selbst an einer weicheren Stelle nicht weit vom Nabel, zuweilen wird er auch von der Mutter zerbissen. Die Nabelgefässe ziehen sich bald bis zur völligen Verschliessung zusammen; während der ersten Wochen nach der Geburt schliesst sich dann auch das Foramen ovale im Septum atriorum und der Ductus arteriosus, sodass nunmehr alles Blut, welches dem Körper zugeht, erst die Lungen passiert und umgekehrt, und die Lungenblutbahn eine Station des ganzen Kreislaufs und kein Bruchteil der allgemeinen Blutbahn mehr ist. Das neugeborene Kind nimmt instinktmässig die Mutterbrust, wie die neugeborenen Säugetiere. In dem mütterlichen Organismus vermehrt sich in den ersten Tagen die schon während der Schwangerschaft sparsamer eingetretene Milchsekretion rasch und die Thätigkeit, welche dem Uterus während der Schwangerschaft gewidmet war, wird nun den Brüsten zugewandt.

Kindsbewegungen.

Variabilität. Die Variabilität in der Entwickelungsgeschwindigkeit lässt verstehen, dass das Wachstum bei einzelnen Kindern rascher in dem Uterus ablaufe als bei anderen, und also aus diesem Grunde die Entwickelungsdauer variiere. Bei Tieren, welche mehrere Junge werfen, sind nicht alle gleich gross und gleich vollkommen entwickelt, obwohl alle scheinbar gleich lebenskräftig sind. Schwierigkeiten in der Zufuhr des Blutes zu

den einzelnen Föten, wenn viele in einem Tragsack hintereinander liegen, erklären die Unterschiede nicht genügend. Bei der Entwickelung im Vogelei zeigen sie sich ebenfalls, obwohl hier das mechanische Moment nicht in Betracht kommen kann, und bei Säugetieren ist Verschiedenheit der Embryonen schon in den ersten Tagen beobachtet worden, also zu einer Zeit, in der die Blutzufuhr noch keine erhebliche Rolle spielt. Die Länge ist z. B. der Art, dass der eine Embryo um mehr als die Hälfte länger sein kann, als der andere, also der von einem Urwirbel die gleiche Länge mit einem solchen bis zu zwölf Urwirbeln besitzen kann. Noch bedeutender sind die Variationen der einzelnen Abschnitte des embryonalen Körpers: sie scheinen ganz allgemein in der Tierreihe sich vorzufinden, und auch mit Differenzen im innern Aufbau der Embryonen und ihrer Organe verbunden zu sein. Auch zwischen der Gesamtlänge und der Länge der Teilstrecken besteht keine feste Beziehung. Bei älteren Stadien werden manche dieser Variationen wieder ausgeglichen, es wird das Verhältnis der einzelnen Strecken des Körpers zu einander ein regelmässigeres, als es in jungen Stufen war (bei Entenembryonen direkt beobachtet). Es machen sich also früh in dem Organismus Einflüsse geltend, um allmählich die strenge Regelmässigkeit des reifen Körpers zur Geltung zu bringen, sie liegen in der Korrelation der sich entwickelnden Organe. Auf dem Wege exakter messender Untersuchung lässt sich wohl dem schwierigen Probleme der formbestimmenden Prinzipien näher kommen; unterdessen ist soviel erkannt, dass in einem gegebenen Zeitmomente die Wachstumsintensität an den verschiedenen Körperabschnitten auch eine verschiedene ist. Es setzt sich daher der embryonale Körper aus Zonen eines verschieden regen Wachstums zusammen. Bei dem menschlichen Embryo ist die obere Gliedmasse anfangs der untern voraus, aber dieses Verhältnis wechselt und dasselbe ist mit dem Vorderrumpf gegenüber dem Hinterrumpf der Fall. Das Wachstum ist also kein stetig zunehmendes. Zeigt sich so in den einzelnen Zonen, ja selbst in Organen eine gewisse Unabhängigkeit während des normalen Geschehens, so lässt sich verstehen, dass bei dem Ausbleiben der korrelativen Einflüsse leicht Störungen des Gleichgewichtes der Teile und, wenn sie einen hohen Grad erreichen, Anomalien entstehen können, welche als Varietäten bezeichnet werden. Diese Variabilität der Embryonen in den ersten Stunden und Tagen der Entwickelung, auch dann, wenn sie unter vollkommen gleichen Bedingungen sich befinden, ist ein Beweis von der Fähigkeit des Keimplasma, aus inneren Kräften heraus eine Verschiedenheit der Form unabhängig von äusseren Einflüssen herbeizuführen. Die Embryologie ergänzt hier die gleiche Beobachtung an den ausgebildeten Tieren ein und derselben Species, die unter völlig gleichen Bedingungen dennoch verschieden sind, beispielsweise die Formen, welche bei durchaus gleicher

Korrelation.

Nahrung in demselben Süss- oder Meerwasser nebeneinander vorkommen. Die Erbschaft der Form, welche sie von den Eltern übernehmen, bindet sie zwar an die Wiederholung der Eigenschaften der Species, aber innerhalb einer nicht genau bestimmbaren Grenze kommen Abweichungen vor. Die Variabilität des Keimplasma aus inneren Kräften ist ein Postulat des Transformismus, und ein von Ch. Darwin, Nägeli u. A. aus den Erfahrungen der Biologie abgeleiteter Satz, der durch die oben erwähnten entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen begründet wird. Diese innere Kraft hat einen sehr frühen Anfang, eine Periode der Entfaltung und ein Ende, welches durch das sichtbare Hervortreten der neuen Eigenschaft charakterisiert ist. Variabilität überhaupt wirkt schöpferisch, weil sie Neues hervorbringt, und besitzt deshalb eine weitgehende Bedeutung für die Erzeugung neuer Wesen, gleichviel, ob die Eigenschaften nutzbringend sind für die Species und ihre Nachkommen, oder zerstörend.

Die Inkonstanz der Schwangerschafts-dauer, die oben hervorgehoben wurde, geht auch aus der Analogie bei den Tieren hervor. Im allgemeinen richtet sich die Tragzeit nach Grösse der Tiere, sodass beispielsweise der Elephant 625, die Giraffe 444, das Pferd 346, das Rind 282, das Schaf 151, das Schwein 115, der Hund 60, die Katze 56 und das Kaninchen 31 Tage trächtig ist. Aber auch hier wechselt die Tragzeit innerhalb ziemlich weiter Grenzen, z. B. beim Pferde von 287—419, bei der Kuh von 240—321, beim Kaninchen zon 27—35 Tagen. Die Entwickelung dauert nach der Geburt noch einen grossen Teil des Lebens, ohne so fundamental zu sein, wie in der embryonalen Periode, in welcher das Bilden und Wachsen am grössten ist. Da entscheidet sich u. a. auch das Geschlecht. Wie verschieden es auch in den Familien ausfällt, im grossen stellt sich immer das nämliche Zahlenverhältnis her, nämlich 105,38 Knaben auf 100 Mädchen. Schliesslich wird aber die Überzahl der Ersteren vermindert, weil Krankheiten mehr Knaben dahinraffen, sodass schliesslich die beiden Geschlechter in nahezu gleicher Stärke vorhanden sind, ja die Mädchen sogar etwas überwiegen und auf 18 Mädchen 17 Knaben kommen. Dieses Gleichgewicht der Geschlechter erhält sich trotz tausendfacher Störungen und Zufälligkeiten. Es schwankt in den einzelnen Jahren, aber im Grossen haben weder Klima, noch Rasse, noch Nationalität einen Einfluss. Auch die Jahreszeiten ändern nichts an der grossen Regel, ebensowenig die Kornpreise oder das Alter der Erzeuger. Partiell kann durch alle diese Umstände eine Schwankung hervorgerufen werden, nach Kriegsjahren sollen mehr Knaben zur Welt kommen, allein das herrschende Gleichgewicht wird dadurch nicht auf die Dauer gestört. — Während des Kindesalters greifen noch in allen Organsystemen tiefgehende Veränderungen Platz, die unter den Begriff der Entwickelung fallen. Ja selbst noch später treten neue Merkmale auf, die oft nur wegen des langsamen und allmählichen Wachstums wenig in die Augen fallen. Ein sprechendes Zeugnis liefert des Central-Nervensystem, das lange Zeit nach der Geburt noch fortwächst, und das Knochensystem, das bei dem Menschen erst nach dem 20. Jahre vollendet ist. Die Lage der Brust- und Baucheingeweide ist bei dem Kind sehr verschieden von derjenigen des Erwachsenen. Nimmt man die Wirbelsäule als Massstab, so liegen die Eingeweide des Kindes an einer

höheren Stelle. Während der Entwickelung nach der Geburt folgt bei dem Menschen ferner der erste Ausbruch der Zähne (in der zweiten Hälfte des ersten Jahres), dann der im 6. Jahre beginnende Zahnwechsel. Mit dem Knabenalter hat das Gehirn die Fähigkeit und Stärke zur Ansammlung von Kenntnissen erreicht. — Die Geschlechtsreife beginnt mit der Pubertätsentwickelung, mit der gleichzeitig eine weitere Ausbildung der Atem- und Stimmwerkzeuge und die vollkommenste und blühenste Entwickelung der Gestalt vor sich geht. Während dieser Periode steigt das Widerstandsvermögen gegen Krankheiten und erreicht mit dem letzten Jahr dieser Periode seinen höchsten Grad. Darauf tritt unmittelbar danach eine Periode verminderten Widerstandsvermögens ein.

Litteratur über Variabilität des Entwickelungsgrades in dem Embryo: Oppel, Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwickelungszeiten bei Wirbeltieren. Jena 1891. — Mehnert, Morphologische Arbeiten, herausgegeben von Schwalbe. Bd. 5. 1895. — Fischel, Morph. Jahrb. Bd. 24. 1896. — Variabilität überhaupt: Darwin, Ch., Das Variiren der Tiere und Pflanzen im Zustand der Domestikation. Aus dem Englischen übersetzt von V. Carus. 2. Bd. Stuttgart. — Haekel, a. a. O. (Einleitung.) — Romanes, a. a. O. (Einleitung.) — Turner, Sir W., Journ. of Anat. Vol. 21. 1887. — Wiedersheim, a. a. O. — Dwight, Th., The American Naturalist. p. 130. 1895. — Entwickelung des Menschen nach der Geburt, soweit die Gestaltung in Betracht kommt: Henke, Anatomie des Kindesalters in Gerhards Handbuch der Kinderkrankheiten. Tübingen 1881. — Cunningham, D. J., Royal Irish Acad. 1886. — Symington, Edinburgh med. Journ. 1886, 1888; und The topographical Anatomy of the Child. 1888. — Merkel, Menschliche Embryonen verschiedenen Alters. Mit 3 Tafeln. Göttingen 1894. — Flechsig, Gehirn und Seele. Leipzig 1896. — Speziell für die Pubertätsperiode: Axel Key, Schulhygienische Untersuchungen, deutsch von Burgerstein. Hamburg und Leipzig. 1889.

Über Vererbung.

Unter Vererbung, Heredität, versteht man die Übertragung der Eigenschaften der Species, der Rasse und der Familie auf die Nachkommen. Jedes Individuum besitzt in einem bestimmten Alter die Fähigkeit, Nachkommen zu zeugen, allein nicht bei allen ist die Vererbungskraft gleich gross. Bei der Kreuzung von Negern mit Weissen zeigen letztere eine grössere Vererbungskraft. Nach sieben Generationen ist das Negerblut in der Regel völlig verdrängt. Diese Verschiedenheit der Vererbungskraft (auch Übertragungskraft genannt) ist im Kreise der Tierzüchter wohl bekannt. Für alle folgenden Betrachtungen ist die Unterscheidung zwischen Vererbung und Vererbungskraft wohl zu beachten. Vererbungskraft.

Die Vererbung der Species- und Rassenmerkmale hat bei dem Menschen, wie bei den Tieren, die Evidenz eines Axiomes, da sie ohne Ausnahme ist. Von einem weissfarbigen Menschenpaar entsteht ein weisser Sprössling, und von einem Negerpaar ein schwarzer. Das Gegenteil ist noch niemals beobachtet worden. Vererbung in dieser Form ist also ihrem Wesen nach eine erhaltende Kraft und strebt danach, den Nachkommen die ganze Natur ihrer Vorfahren zu übertragen. Die Eigenschaften des Weissen und jene des Negers sind so inhärent, dass äussere Einflüsse, Klima, Nahrung oder all das, was mit einem Worte

die Umgebung (das Millieu) genannt wird, die tief eingewurzelten Merkmale nicht zu ändern vermögen. Die Erfahrung erstreckt sich, wenn die Tradition seit der egyptischen Kultur in Betracht gezogen wird, auf mehrere tausend Jahre. — Innerhalb der weissen Rasse giebt es auffallende Unterschiede, welche sich ebenso sicher vererben. Der brünette Typus, der in grosser Zahl in dem Süden Europas vorkommt, überträgt seine dunkeln Augen, dunkeln Haare und dunkle Haut auf die Nachkommen, ebenso wie der im Norden vorkommende blonde Typus die hellen (blauen oder grauen) Augen, die hellen Haare und die weisse Haut. Aus diesen und ähnlichen tausendfältigen Erfahrungen an Menschen, Tieren und Pflanzen ist das Vererbungsgesetz abgeleitet: „Gleiches giebt Gleiches". Die Vererbung erstreckt sich auch auf andere Weichteile als die oben erwähnten, überhaupt alle Systeme, auch auf die Form des Hirnschädels und des Gesichtsschädels. Ein Elternpaar mit brachycephaler Kopfform zeugt brachycephale Nachkommen, ein solches mit dolichocephaler Kopfform — dolichocephale Sprösslinge. Eltern, beide mit langen Gesichtern und mit Adlernasen erhalten Kinder mit der nämlichen Gesichtsform, umgekehrt erscheinen breite Gesichter mit Stumpfnasen bei den Kindern wieder, wenn beide Eltern solche Gesichtsformen besassen.

Die Farbe der Augen ist besonders geeignet, die Gesetze der Vererbung festzustellen, denn die Augen verändern sich im Alter nur wenig, und Zweifel in der Beurteilung sind nahezu ausgeschlossen, wenn nur die beiden Kontraste von heller und dunkler Farbe berücksichtigt werden. Die Farbe der Haare und der Haut ist nicht mit gleicher Sicherheit für Untersuchungen verwendbar. Bezüglich der Regelmässigkeit der Übertragung nach dem Gesetz „Gleiches giebt Gleiches" ist folgendes ermittelt. Von 221 Individuen, deren Vater und Mutter dunkle Augen besassen (Concolores), hatten 80 % ebenfalls dunkle Augen. Unter 357 Individuen, deren Eltern blaue, grau-blaue oder graue Augen hatten, gab es nur 6,4 % Ausnahmen, 93,6 % hatten die Augenfarbe der Eltern geerbt. Es zeigt sich also, dass die Augenfarbe mit grosser Sicherheit übertragen wird, wenn Vater und Mutter concolores sind. Werden alle die eben mitgeteilten Fälle vereinigt, so ergeben sich bei 88,4 % Nachkommen gleiche Augenfarbe und bei 11,6 % ungleiche; die Störung der regelmässigen Übertragung (11,6 %) kann von persönlichen Einflüssen herrühren, aber es ist viel wahrscheinlicher, dass sich die Augenfarbe eines Grossvaters oder einer Grossmutter von väterlicher oder mütterlicher Seite wiederholt, was bekanntlich häufig der Fall ist. Diese Sicherheit in der Vererbung der Merkmale wird abgeändert, sobald sich Individuen verschiedener Komplexion mit einander kreuzen, z. B. ein Mann mit dunkler Komplexion (dunkeln Augen, schwarzen Haaren und dunkler Haut) mit einer Frau von heller Komplexion (helle Augen, helle Haare, helle Haut). Ein paar Zahlen werden das Resultat der Kreuzung zwischen den zwei Typen der Menschheit Europas darlegen, wobei jene Fälle getrennt mitgeteilt werden, wo die Väter braune Augen hatten oder blaue, grau-blaue oder graue, wogegen die Frauen die entgegengesetzte Augenfarbe besassen. Es genügt, nur die Zahlen der braunen Augen zu geben, denn die übrigen ergänzen sich notwendig selbst.

Augenfarbe der Eltern	Beobachtete Kinder	Solche mit braunen Augen	%
I. Väter mit braunen Augen	486	261	53
II. Mütter mit braunen Augen	630	356	55.9
III. Die beiden Kategorien zusammengenommen	1116	617	55,3

Die Erfahrung zeigt, dass sich die braunen und die hellen Augen so ziemlich das Gleichgewicht halten, die braunen haben etwas mehr Durchschlagskraft, namentlich, wenn sie sich auf der mütterlichen Seite befinden. In ein- und derselben Familie werden also die einen Kinder helle, die andern dunkle Augen haben, die dunkeln sind etwas in der Überzahl, doch ist es wohl möglich, dass in grossen statistischen Reihen diese Präponderanz nicht bemerkbar ist (Alph. de Candolle).

Die Frage nach der Vererbung der geistigen Eigenschaften von Species zu Species ist unbestreitbar. Eine Species, die in ihrem Körper die Instinkte einer anderen Spezies hätte, wäre psychologisch genommen ein Monstrum, der Löwe fühlt nicht wie ein Rind, und das Pferd nicht wie ein Affe. Wenn dies unzweifelhaft zutrifft für die verschiedenen Arten des Tierreiches, so sind diese Erfahrungen doch nicht auf den Menschen ohne weiteres übertragbar. Das Menschengeschlecht besteht nach der Annahme vieler Naturforscher aus mehreren Rassen; es wird deshalb folgende systematische Gliederung des Menschengeschlechtes aufgestellt: das Genus Homo sapiens gliedert sich in mehrere Rassen und diese in Unterrassen, die auch als Typen bezeichnet werden.

Die Unterschiede zwischen den Rassen in geistiger Hinsicht sind noch nicht so genau analysiert, um bezüglich der Übertragung der psychischen Eigenschaften irgend etwas Bestimmtes aussagen zu können; dasselbe gilt von den Typen. Es ist noch nichts Sicheres darüber ermittelt ob der brünette Typus Europas andere geistige Qualitäten besitze als der blonde, oder ob die Brachycephalen in dieser Hinsicht anders beschaffen sind als die Dolichocephalen. Verschiedene und weitgehende Angaben sind hierüber schon gemacht worden, allein eine Entscheidung steht noch aus. Günstiger liegen die Erfahrungen in Bezug auf einzelne, individuelle geistige Eigenschaften, wie starkes Gedächtnis, Begabung für Musik, für Kunst, für Mathematik, die innerhalb einer und derselben Familie sich durch mehrere Generationen hindurch vererben können. Die Familien der Musiker Bach und der Mathematiker Bernoulli sind bekannt. Die direkte Beziehung eines grossen Gelehrten zu seinem Sohn ist in 11 Fällen beobachtet, jene des Grossvaters zu seinem Enkel zweimal. In den 11 Fällen war fünfmal der Sohn berühmter als der Vater, zweimal waren die Väter berühmter als die Söhne; viermal blieb es unentschieden, ob der Sohn bedeutender war oder der Vater. Die Übertragung geschieht nicht immer in derselben Weise, beispielsweise direkt vom Vater auf den Sohn, oder von der Mutter auf die Tochter, sondern oft sprungweise vom Grossvater auf den Enkel.

Bei der Zeugung mischen sich alle Eigenschaften in gleicher Stärke. Die Eltern tragen je $^1/_4$, die Grosseltern je $^1/_{16}$ der ganzen Erbschaft, der Rest besteht aus dem Beitrag des Rassentypus und aus den Eigenschaften der

neuen Individualität. Im ganzen haben also die Rassencharaktere das weitaus grösste Übergewicht, dann folgen die Eigenschaften der Eltern: die Eigenschaften der Grosseltern kommen nur einmal unter 16 Kreuzungen zum Durchbruch.

Um die Übertragung von Merkmalen des Grossvaters auf den Enkel sich zu vergegenwärtigen, ist folgende Übersicht lehrreich, in welcher die übertragenen Eigenschaften mit fetter Schrift, die nicht übertragenen mit gewöhnlicher Schrift gedruckt sind. Die Eigenschaften jedes Individuums werden mit mehreren (8) Buchstaben bezeichnet, und selbstverständlich die Eigenschaften der Mutter durch andere Lettern dargestellt.

Grossvater	Grossmutter		
a b c d (e f g h)	m n o p (q r s t)		
Sohn		Frau des Sohnes	
a b c d (**m n o p**)		v x y z (α β γ δ)	
Enkel			
a b c d	v x y z		

Die Lettern bezeichnen aber hier nicht etwa Merkmale der Rasse oder des Typus, die ja auch in Form von Molekülen in dem Keimplasma wirken, sondern nur acht individuelle, besondere Merkmale, die von dem Urgrossvater und der Urgrossmutter herrühren. Die von der Mutter kommenden sind zum Unterschied von denen des Vaters, in Klammern gesetzt worden. In dem Sohn werden vier Molekel der Grossmutter manifest (fettgedruckte, eingeklammerte Lettern): der Sohn gleicht also der Mutter, die Eigenschaften des Vaters sind jedoch latent vorhanden, wie daraus hervorgeht, dass sie in dem Enkel hervortreten (fette Lettern) während jene seiner Mutter latent bleiben im Gegensatz zu den Vererbungserscheinungen bei dem Vater, bei dem gerade die Mutter „durchschlug". Auf eine ähnliche Weise lässt sich die Übertragung vieler körperlicher und geistiger Eigenschaften verständlich machen, wie z. B. die Farbe oder Form des Bartes, der Körperhöhe, Muskelstärke, oder der Begabung für Poesie, u. dergl. Dieselbe Anordnung wie in dem obigen Schema gilt auch für die meisten Fälle des Daltonismus, der Farbenblindheit, welche auf die Enkel vererbt wird, fast niemals auf die Enkelinnen. Das weibliche Geschlecht ist dem Daltonismus fast

Grossvater	Grossmutter		
a b c **D** (e f g h)	m n o p (q r s t)		
Sohn		Frau des Sohnes	
a b c d (**m n o p**)		v x y z (α β γ δ)	
(drei Enkel)			
a b c **D**	v x y z		

nicht unterworfen. Jenes Molekul, das den Daltonismus überträgt, wurde mit gross *D* bezeichnet. In dem speziellen Fall, der hier berücksichtigt wurde, ging die Farbenblindheit auf die Enkel über. Die Farbenblindheit wurde also von farbenblinden Männern durch nicht farbenblinde

Weiber auf die männlichen Nachkommen und zwar die Enkel, vererbt, gleichzeitig ein treffendes Beispiel von der Latenz einer Eigenschaft in dem weiblichen Organismus, dessen Keimzellen die Anomalie auf die Nachkommen übertragen, ohne doch dieselbe irgend wie in dem eigenen Körper zum Ausdruck zu bringen.

Die Reihenfolge der Vererbung ist nicht für alle Eigenschaften die nämliche, wie die Vererbung der Geminität, der erhöhten Fruchtbarkeit durch

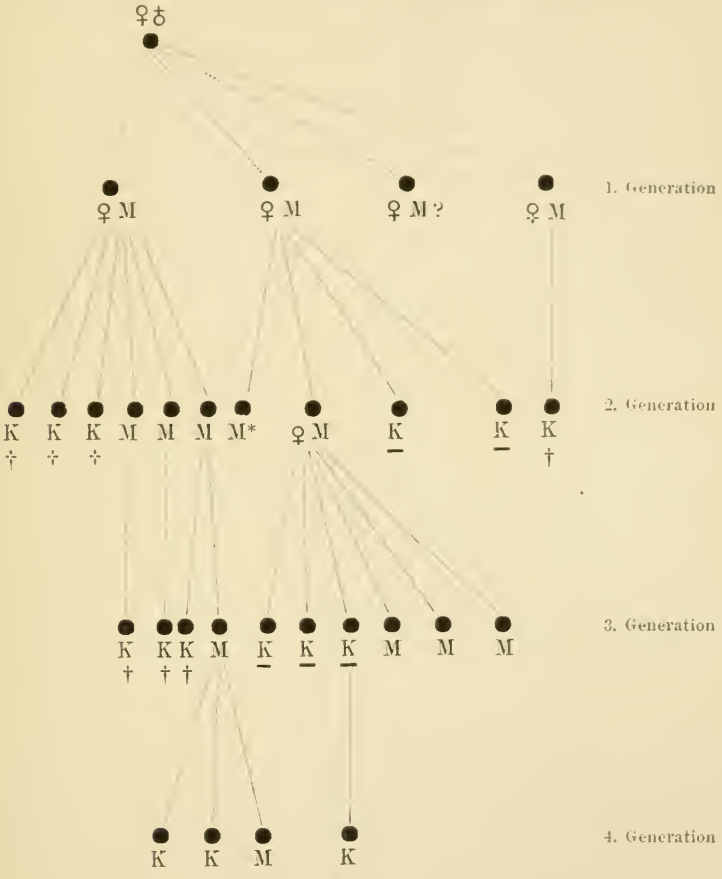


Fig. 384.

Fragment aus dem Stammbaum einer Bluterfamilie. $\frac{K}{\dagger}$ = männliche Nachkommen, die an der Verblutung gestorben: $\underline{K}$ = männliche Nachkommen und Bluter; K = männliche Nachkommen, welche die Krankheit nicht besassen; M = Mädchen. Während vier Generationen trat die Hämophilie nur bei den männlichen Nachkommen auf. M* Hatte vier Kinder, zwei Knaben und zwei Mädchen, die Knaben waren Bluter. Stahel, Diss. Zürich 1880.

Zwillingsgeburten beweist. Menschliche Zwillinge können entstehen aus zwei gleichzeitig von den Keimdrüsen abgestossenen Eiern, oder aus einem einzigen Ei (S. 152). Es findet sowohl eine direkte Vererbung von Zwilling zu Zwilling, als auch eine indirekte durch einzelne Geschwister von Zwillingen statt, sogar eine Potenzierung kommt vor.

Fünflinge. Ob sich die Vererbung auch auf Drillinge und Vierlinge erstreckt, ist noch nicht festgestellt. Fünflinge sind im Königreich Preussen nach einer Zusammenstellung der „Statist. Korr." 1826 bis 1896 drei geboren worden: einmal fünf Knaben, dann vier Knaben und ein Mädchen, und drei Knaben und zwei Mädchen. Vierlingsgeburten sind in demselben Zeitraum nicht weniger als 106 vorgekommen: in 12 Fällen vier Knaben, in 20 Fällen vier Mädchen, in 32 Fällen zwei Knaben und zwei Mädchen. Drillinge wurden in den 70 Jahren 7733 und Zwillinge 696831 Paare geboren.

Manche Krankheiten haben eine ausserordentliche Vererbungskraft, wie die Bluterkrankheit (Hämophilie). Die Vererbung erfolgt in der Regel durch die weiblichen Mitglieder, und doch sind, in der grössten Mehrzahl der Fälle, bloss Knaben Bluter, wie der Stammbaum einer Bluterfamilie aus der Schweiz auf S. 637 beweist, von dem nur ein Teil hier abgebildet ist. Die Stammeltern etwa 1750 geboren, besassen vier Töchter; drei hatten in ihrer Nachkommenschaft Bluter. Die erste Generation der drei Schwestern hatten unter 16 Kindern sieben männliche und neun weiblichen Geschlechtes. Alle sieben männlichen Mitglieder waren Bluter, von denen fünf durch Verblutung starben. In der zweiten Generation waren nicht alle männlichen Nachkommen Bluter, doch von 17 immerhin der grösste Teil, nämlich 16. Bei der zweiten Tochter (Stammbaum rechts), war die Hämophilie ebenfalls latent geblieben, war aber auf ihre zwei Knaben übertragen worden, ähnlich wie in dem ganzen übrigen Verlauf; nur Knaben wurden von der Schädlichkeit getroffen, keine Mädchen.

Rudimentäre Organe. Kein biologisches Phänomen ist mit mehr Vertrauen auf Vererbung zurückgeführt worden, als das Auftreten der rudimentären Organe: wie die Wollhaare des Fötus, Lanugo, die Unterzunge, das Jacobsohnsche Organ, die Urniere, die Paradidymis und das Paroophoron, der Processus vermiformis, der Wirbelschwanz des Embryo, die Muskeln, welche die Ohrmuschel bewegen u. a. m. Obwohl diese Organe nutzlos sind, werden sie demnach vererbt, sie sind ancestral. Die Wiederkehr dieser Organe weist auf die Kraft der Vererbung durch lange Zeiträume und durch unzählige Generationen. Jeder Mensch hat 2 Eltern, 4 Grosseltern, 8 Urgrosseltern, 16 Ururgrosseltern, 32 Voreltern in der fünften Generation, 64 in der sechsten, 128 in der siebenten, 256 in der achten, 1024 in der zehnten Generation. In der sechzehnten Generation hat jeder schon 65 536 Voreltern. Sechzehn Generationen nehmen einen Zeitraum von 500 Jahren ein. Nach guten Berechnungen sind in Central-Europa die Menschen seit 20000 Jahren eingewandert. Jeder von uns hat also über $2^1/_2$ Millionen Voreltern. Durch diese lange Reihe hindurch ist die Vererbung dieser rudimentären Organe, wie die Vererbung der Species und Rassenmerkmale ohne Abschwächung, beständig wirksam. Alle sind aber von der Stammform des Menschen ererbt, bis zu der noch unzählige Generationen hinzugerechnet werden müssen.

Anomalien. Eine andere biologische Erscheinung ist nicht minder wertvoll, um die Zähigkeit der Vererbung abzuschätzen, nämlich diejenige der Anomalien. Sie bestehen in dem gelegentlichen Auftreten von Merkmalen, die bei den Tieren die Regel bilden. Schon bei den Arterien wurde diese Erscheinung erwähnt (S. 467). Die Anomalien kommen zahlreich bei dem Menschen vor, es sind namentlich viele bei den Negern beobachtet. Um sie für die Zähigkeit der Vererbung verwerten zu können, ist es notwendig, entweder die direkte Descendenzlinie in den Hauptzügen nachzuweisen oder den gemeinsamen Stammvater zu bezeichnen, von dem diese Anomalie herrührt. Es ist ungenügend, nur irgend ein Thier ausfindig zu machen, bei dem diese Anomalie

normalerweise vorkommt, weil die nämlichen Eigenschaften bei verschiedenen Gattungen unabhängig auftreten können. Eine Anomalie, welche strengen Anforderungen in dieser Hinsicht genügt, ist das Os centrale carpi. Es tritt während der ersten Fötalperiode auf, verschmilzt dann in der Regel mit dem Naviculare und bleibt nur noch in Form einer kleinen Prominenz erkennbar. Bisweilen tritt das Os centrale als selbständiger Knochen bei dem Menschen auf, wie dies beim Orang und der Mehrzahl der übrigen Affen noch heute die Regel ist. Dieser Knochen der Handwurzel wurde von dem gemeinschaftlichen Vater ererbt; seit jener Zeit wird er stets bei dem menschlichen Embryo wiederholt, knorpelig angelegt, dann aber zur Herstellung des Os naviculare verwendet. Bleibt das Os centrale selbständig, wie in der Seitenlinie der Anthropoiden dem Orang, so ist dies ein Beweis, dass die Zeichen uralter Herkunft durch unzählige Generationen in uns schlummern, während des fötalen Lebens erwachen, aber bald nachher wieder verwischt werden. Es ist nicht möglich, das Skelett dieser alten Stammform vorzulegen, welche das Os centrale zuerst vererbt hat, aber es ist über den embryonalen Zustand des Menschen hinaus zu den Anthropoiden und zu den Affen überhaupt, also auf der direkten Descendenzlinie nachgewiesen und damit wenigstens die eine Hälfte der Forderung zur Zeit erfüllt. — Der Processus supracondyloideus an dem Humerus des Menschen, der an der ulnaren Seite wenige Centimeter oberhalb der Gelenkfläche bisweilen auftritt, mit einem Band versehen, das sich bis zum Epicondylus erstreckt, ist ebenfalls alter Herkunft und ein Beweis für Vererbung aus der Zeit der Stammesentwickelung. Er findet sich, freilich verwendet zur Herstellung eines Kanales für den Verlauf des Medianus unter den Lemuren, aber es sind alle Übergänge bekannt von dem Fortsatz bis zur Herstellung eines Knochenkanales. Auf dem Wege zu den Lemuren sind überdies noch die Cebidae zu finden, bei denen der Fortsatz getroffen wird. — In dieselbe Reihe gehören auch manche der theromorphen Bildungen, die an dem Schädel angetroffen werden. Sie, wie viele Atavismen sind besonders von den Kraniologen beachtet und durch die kriminelle Anthropologie für die Diagnose von Verbrechernaturen verwendet werden. Sicher ist nur soviel, dass unter diesen Theromorphien viele Zeichen von Atavismus vorkommen, also Rückschläge auf einen der Urahnen.

a) Vererbungsgesetze.

Aus den zahlreichen Erfahrungen bei dem Menschen, den Tieren und den Pflanzen ist folgender Einblick in die Regeln oder in die Gesetze der Vererbung gewonnen worden. Es giebt:

1. Die ununterbrochene oder kontinuierliche Vererbung: Vater und Mutter stehen hinsichtlich der Übertragbarkeit der Anlagen auf die Nachkommen einander gleich. Unter solchen Umständen gleichen die Kinder den Eltern und diese den Grosseltern. Diese Erscheinung kommt so häufig vor und ist auch in der Tier- und Pflanzenwelt so verbreitet, dass sie oft überschätzt und für die allgemein herrschende Regel gehalten wird. Man drückt sie auch so aus, „Gleiches erzeugt Gleiches“ richtiger „Ähnliches erzeugt Ähnliches“: denn die Nachkommen oder Descendenten sind niemals in allen Stücken absolut gleich, sondern immer nur in einem mehr oder weniger hohen Grade

ähnlich. Die Eigenschaften der Eltern vererben sich dabei oft einzeln; in einem Körperteil herrscht der Einfluss des Vaters vor, in dem andern derjenige der Mutter. Der Vater kann das Gehirn, die Mutter den Magen vererben. Zuweilen giebt das eine der Eltern das ganze Leibliche, das andere das ganze Geistige.

2. Die unterbrochene oder latente Vererbung; sie überspringt eine oder mehrere Generationen, und erst der Enkel, oder der Urenkel oder noch ein späterer Nachkomme wird der ersten Generation wieder ähnlich. Weiter oben wurden einzelne Beispiele dieser Art der Vererbung erwähnt. Viele Familientraditionen erzählen von solcher Vererbung, welche in die Kategorie des Rückschlages (des Atavismus) gehört.

Diese Form der Vererbung ist kaum weniger bekannt als die erst-erwähnte. Jeder kennt Familienglieder, welche in dieser oder jener Eigentümlichkeit vielmehr dem Grossvater oder der Grossmutter, als dem Vater oder der Mutter gleichen. Bald sind es körperliche Eigenschaften, z. B. Gesichtszüge, Haarfarbe, Körpergrösse, bald geistige Eigenschaften, welche in dieser Art sprungweise vererbt werden. Dabei ist aber besonders zu betonen, dass meist nur einzelne Merkmale hervortreten, es jedoch zu keiner vollständigen Wiedergeburt kommt, wie aus der kurzen Angabe, der Enkel gleicht dem Grossvater, so oft vermutet wird und wie es die zumeist gebrauchte Formel A = C = E, ferner B = D = F u. s. f. irrigerweise nahelegt, sondern neben hervorstechenden Eigenschaften z. B. des Grossvaters können sich in dem Nachkommen Eigenschaften der Mutter verbinden (siehe das obige Schema). Da für die Hirnzellen die nämlichen Gesetze gelten wie für die Haare oder die Haut, so kann ein Talent des Grossvaters sich in dem Nachkommen mit einem aussergewöhnlichen Fleiss der Mutter verbinden und dadurch eine bedeutende Steigerung seiner Wirksamkeit erfahren. Jedes Individuum ist unter dem Gesichtspunkt der ererbten Eigenschaften betrachtet, ein lebendiges Mosaikwerk. Die ererbten Merkmale bilden in dem Individuum nicht eine chemische, sondern eine mechanische Mischung, deren einzelne Bestandteile sich nachweisen lassen, von denen aber wohl niemals alle bei dem Menschen und den höheren Tieren zum Vorschein kommen. Nur bei niederen Tieren und Pflanzen tritt eine Wiedergeburt in allen Einzelnheiten auf und zwar in dem berühmten Phänomen des Generationswechsels (Metagenesis). Bei den Plattwürmern, Manteltieren und Pflanzentieren entsteht bei der Fortpflanzung zunächst eine Form, die gänzlich von den Eltern verschieden ist; die Nachkommen dieser Generation werden aber der ersten wieder gleich.

Generationswechsel.

3. Die geschlechtliche oder sexuelle Vererbung; sie überträgt die Merkmale des Geschlechtes nur auf die Nachkommen desselben Geschlechtes und nicht auf die Nachkommen des andern. Man fasst diese Merkmale auch unter der Bezeichnung sekundäre Sexual-Charaktere zusammen. Hierher gehören zahlreiche Unterschiede am Schädel, Brustkorb und Becken zwischen Männern und Frauen, dann die Geschlechtsunterschiede an den Weichteilen z. B. an der Haut, dem Fettpolster, dem Haarwuchs, dem Bart, an den Brüsten u. s. w. Alle die sekundären Geschlechtseigenschaften werden, ebenso, wie die Geschlechtsorgane selbst, nur auf die männlichen, die weiblichen nur auf

die weiblichen Nachkommen vererbt. Die entgegengesetzten Thatsachen sind Ausnahmen von dem Gesetz der sexuellen Vererbung.

4. Gleichzeitige oder homochrone Vererbung bedeutet die Vererbung im entsprechenden Lebensalter. Gewisse Eigenschaften, welche bei den Eltern in einem bestimmten Lebensalter aufgetreten sind, stellen sich bei den Nachkommen um die gleiche Zeit ein. Eines der bekanntesten Beispiele homochroner Vererbung ist der Eintritt der Geschlechtsreife und das Auftreten sekundärer Geschlechtscharaktere: tiefe Stimme, weites Becken, Neigung der Beckenachse, Genu valgum und Cubitus valgus der Mädchen, Entwickelung der Brüste, des Bartes u. a. m.

Darwin erinnert an gewisse Krankheiten, welche bei Eltern und Kindern in einem bestimmten Lebensalter hervortreten. Die homochrone Vererbung setzt nicht nur eine allgemeine Übereinstimmung im Zellenaufbau eines Individuums im Ganzen mit demjenigen seiner Eltern voraus, sondern noch überdies die spezielle Übereinstimmung bestimmter Zellengruppen, wodurch auf einer gewissen Altersstufe derselben die normale oder pathologische Änderung eintritt. Diese Übereinstimmung wird durch das Keimplasma übertragen und ist in demselben enthalten. Die Erblichkeit einer langen oder einer kurzen Lebensdauer in manchen Familien fällt in diese Kategorie, ebenso das Hervortreten mancher Triebe und Neigungen in gewissen Lebensaltern.

In engem Zusammenhang mit der oben unter Nr. 4 erwähnten Erscheinung steht die gleichörtliche oder homotope Vererbung, nach welcher Merkmale an den korrespondierenden Körperstellen auftreten, z. B. Muttermale. Sie erscheinen an einzelnen Hautstellen oft Generationen hindurch nicht allein in demselben Lebensalter, sondern auch auf derselben Stelle der Haut.

Durch Nichtberücksichtigung der Vererbungslehre wird viel gesündigt. Graham Bell giebt an, dass die Zahl der Taubstummen in der nordamerikanischen Union während der Jahre 1870—1880 von 10000 auf 34000 gestiegen sei. Er schreibt dies besonders den Philantropen zu, welche sich nicht damit begnügen, die Unglücklichen zu erziehen und zur Erwerbung ihres Lebensunterhaltes fähig zu machen, sondern auch die Heiraten unter ihnen fördern. Die „Lady patrons" der Asyle für geistig und körperlich verkrüppelte Personen in England machen sich ebenfalls ein Vergnügen daraus, solche Paare zusammenzubringen.

Faktoren der Vererbung.

Der Mechanismus der Vererbung wird durch verschiedene Faktoren in Bewegung gesetzt oder verlangsamt. Hier soll vor allem auf die treibenden Kräfte aufmerksam gemacht werden, welche sowohl die direkte Vererbung von den Eltern auf die Kinder vermitteln, als im Laufe der Zeit die fortschreitende Entwickelung für die Entstehung des Menschengeschlechtes bedingt haben, wodurch die vorteilhaften Eigenschaften fixiert und weiter entwickelt wurden. Als solche Faktoren werden bezeichnet:

1. Der unmittelbare Einfluss der äusseren Umgebung auf den reifen Organismus, der dann die entstandenen Veränderungen und

Anpassungen auf die Nachkommen überträgt. (Buffon [1750], Lamark, Erasmus Darwin u. a.)

Lehrreiche Beweise für den unmittelbaren Einfluss der äusseren Umgebung liefern für den Menschen die Beobachtungen über die Acclimatisation der Europäer in heissen Klimaten, für die Tiere u. a. die Versuche an dem mexikanischen Molch (durch M. v. Chauvin), über die Färbung der Pleuronectiden (J. T. Cunningham) und über die Verzögerung des Eintritts der Asymmetrie bei derselben Fischfamilie (A. Agassiz), Versuche, welche beweisen, dass Eigenschaften, die sehr alt sind, durch äussere Einflüsse in tiefgreifender Weise abgeändert werden können. Die Erfahrung zeigt dabei, dass die Widerstandskraft der Organismen, alte Merkmale zu verlieren, ausserordentlich gross ist und es schwer ist, neue Eigenschaften zu befestigen.

2. Unmittelbarer Einfluss der äusseren Umgebung auf den Embryo. Der sich entwickelnde Nachkomme wird im Mutterleib beeinflusst und kommt mit andern neuen Eigenschaften zur Welt. Unter solchen Umständen entsteht zwischen den Eltern und dem Kind fast ein plötzlicher sprungweiser Unterschied. (Geoffroy St. Hilaire, v. Kölliker.)

3. Ein dritter Faktor ist die Anpassung des Organismus z. B. an die Wärme oder die Kälte, wobei alle Lebensgewohnheiten eine Änderung erfahren müssen, die schliesslich, bei den Nachkommen, eine allmähliche Umwandlung bestimmter physiologischer Funktionen und ihrer Organe bedingen werden.

4. Der vierte Faktor[1]) ist die natürliche Zuchtwahl; ihre Wirkung ist von Charles Darwin aufgedeckt, in den verschiedenen Abstufungen geschildert und durch zahlreiche Beispiele belegt worden. Um aus dem Stammpaar des Menschengeschlechtes die verschiedenen Rassen hervorgehen zu lassen, musste unter andern Faktoren auch die natürliche Zuchtwahl thätig sein, darunter auch die Wanderung und Isolierung einzelner Paare, wie dies Moritz Wagner überzeugend geschildert hat.

5. Der fünfte Faktor ist die Variabilität des Keimplasma nach unbekannten, physikalischen und chemischen Gesetzen. (Siehe oben Seite 631.)

Theoretisch schliesst keiner der fünf Faktoren die andern aus, sie können einzeln oder mehrere oder alle gleichzeitig zusammenwirken. Man nimmt allgemein an, dass unter ihrem Einfluss die verschiedenen Formen der Tiere und die Rassen des Menschen sich allmählich entwickelt haben mit Hülfe der fundamentalen Eigenschaften, welche das Keimplasma besitzt, die als Variabilität und als Konstanz bezeichnet werden. Die Erhaltung der Eigenschaften einer Species hängt von der Konstanz der Zusammensetzung des

[1]) Über diesen Faktor besteht eine ansehnliche Litteratur: Charles Darwin, Die Entstehung der Arten im Tier- und Pflanzenreich durch natürliche Züchtung. Aus dem Englischen übersetzt von H. G. Bronn. Stuttgart. — Charles Darwin, Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Aus dem Englischen übersetzt von V. Carus. Stuttgart. — Haeckel, in den am Schluss der Einleitung citierten Werken. — Romanes, a. a. O., ebenda. — Wagner, M., Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze, Basel 1889.

Keimplasma ab, sie wirkt konservativ und überträgt (vererbt) die typische Form, d. h. die Durchschnittsform der Rasse während langer Zeiträume. Die Variabilität bringt im Gegensatz zur Konstanz neue Eigenschaften, sog. neue Charaktere zum Vorschein, wobei nur ein oder mehrere Charaktere neu auftreten. Es hängt dann von den oben erwähnten Faktoren ab, ob diese neuen Eigenschaften erhalten bleiben oder unter dem Überwiegen der konstanten Merkmale wieder verschwinden. Die neu auftretenden Charaktere können von dreierlei Art sein: 1. progressiv zu einem künftigen Rassentypus hinführend, wobei ein oder mehrere neue Charaktere auftreten können; 2. neutral in Bezug auf den gegenwärtigen Rassentypus, wie Anomalien und Abnormitäten, welche nutzlos sind und lediglich als individuelle Varianten bezeichnet werden sollen; 3. phylogene Repetition, wobei alte, längst entschwundene Merkmale wiederkehren, deren Auftreten also regressiver Natur ist und Atavismus genannt wird.

Die angeführten Beispiele von der Vererbung körperlicher und geistiger Merkmale, von Anomalien und Krankheiten könnten leicht zur Ansicht führen, als würde alles innerhalb der oben angegebenen Regeln vererbt. Eine solche Auffassung wäre irrig; nur für die Merkmale der Species, der Rasse und des Typus ist die Vererbung ein Axiom, bezüglich der übrigen sind wohl viele einzelne Thatsachen beobachtet, aber die Regeln, nach denen die Übertragung auf die Nachkommen stattfindet, sind noch gänzlich unbekannt. Geistige Eigenschaften, Anlagen für bestimmte Künste und Wissenschaften sind bezüglich der Vererbung höchst kapriziös, sie vererben sich bisweilen, dauern 2—3 Generationen, um dann wieder völlig zu verschwinden.

Über die Vererbung bei dem Menschen siehe: Galton, Fr., Hereditary Genius: an inquiry into its Laws and consequences. London 1869. (Eine neue Auflage ist unter der Presse). — Roth, E., Historisch-kritische Studien über Vererbung. Berlin 1885. (2. Aufl.) — Ammon, O., Die natürliche Auslese beim Menschen. Jena 1893. — Alph. de Candolle, Histoire des Sciences et des Savants. Geneve, Bâle. 1885. 2. Aufl. — Virchow, R., Rassenbildung und Erblichkeit. Bastian-Festschr. 1896.

b) Vererbung erworbener Eigenschaften.

Man hat in der letzten Zeit begonnen, aus dem Kreis der Vererbungs-Erscheinungen jene auszuscheiden, welche ursprünglich, bei der Bildung der Menschenrassen in dem Keimplasma nicht enthalten waren, sondern erst im Laufe der Zeit durch die Einwirkung oben genannter Faktoren erworben wurden und nun in den Nachkommen durch Vererbung hervortreten. In die Kategorie der erworbenen Eigenschaften gehören, abgesehen von progressiven Merkmalen auch die sog. erblichen Krankheiten. Sie werden, so interpretiert man auf Grund der Beobachtung, von den Eltern „erworben" entweder durch äussere Ursachen (z. B. veränderte oder schädliche Lebensbedingungen) oder durch innere Ursachen (spontane abnorme Variationen des Keimes) und dann auf die Nachkommen übertragen. Um diesen Prozess richtig zu beurteilen, ist folgende Voraussetzung unerlässlich. Die schädlichen Abänderungen müssen schon vor dem Zeugungsakte in dem Keimplasma des Vaters oder der Mutter vorhanden sein, so dass die Übertragung bei der ersten Entstehung des Nachkommen und zwar bei dem Zusammen-

treffen von Ei und Samen vollzogen wird. (Siehe S. 36.) Solche Zustände, darunter auch ganz vorübergehende können auf das Kind von Einfluss werden z. B. Alkoholintoxikation. Die Erfahrungen hierüber sind so zahlreich, dass selbst die härtesten Gegner der Vererbung erworbener Eigenschaften diese Möglichkeit nicht bestreiten. Abnormitäten in den elterlichen Keimen können offenbar durch äussere Einflüsse entstehen und nach allgemeiner Erfahrung nicht bloss bei der vorübergehenden Alkoholintoxikation der elterlichen Keime, sondern auch bei der Syphilis, der Tuberkulose, der Kurzsichtigkeit und einer grossen Zahl von Nervenkrankheiten. In den Geschlechtsstoffen, dem Ei und Samen, müssen sich unter solchen Umständen einzelne abnorme Moleküle befinden, wodurch die Teilungsprozesse im Ei entweder in morphologischer oder chemischer Beziehung abnorm verlaufen und so nach und nach in dem Embryo die Ausbildung bestimmter Organe (des Auges, des Nervensystems, des Thorax u. s. w.) beeinflussen. Auch bei der Vererbung erworbener Eigenschaften ist zu beachten, dass in dem jungen Keim Kräfte vorhanden sind, welche oft der normalen Entwickelung des Rassen-Individuums zum Siege verhelfen. Nicht jedes Kind eines tuberkulösen Vaters wird notwendig auch tuberkulös und nicht jede Geisteskrankheit pflanzt sich auf die Nachkommen fort, offenbar deshalb, weil jene Widerstände im Innern des Embryo entgegenwirken, die unter dem Namen der Konstanz der Rasse zusammengefasst werden. Welcher Art diese Widerstände sind, wenn sie in Wirksamkeit treten, und durch welche Umstände ihre Thätigkeit gefördert wird, ist gänzlich unbekannt. Trotz zahlreicher Versuche mit Hülfe mechanischer Eingriffe in die Keimhaut (z. B. des Hühnchens, wie jene von Dareste und vieler Anderer) fehlt noch jeder Anhaltspunkt, auf welche Weise z. B. eine Krankheit im Innern des Körpers auf die Geschlechtszellen so einwirkt, dass sie später übertragen werden kann. Nichts ist ferner schwieriger, als die Feststellung des Zeitpunktes für die bestimmende Einwirkung der Ursache und für die Erkennung ihrer Natur. Aus diesen Gründen geraten selbst vorsichtige Forscher in immer neue Irrtümer sowohl auf dem Gebiet der progressiven Merkmale, welche zur Vervollkommnung der Menschenrassen geführt haben, als auf dem Gebiete der pathologischen Erwerbungen, welche das Menschengeschlecht auf das schwerste schädigen. Nachdem kaum anzunehmen ist, dass neue (progressive) Erwerbungen in Zukunft die Menschenrassen auf eine höhere Stufe erheben, konzentriert sich das Hauptinteresse bei der Vererbung erworbener Eigenschaften auf die stammesgeschichtliche Entwickelung der Tiere, ferner auf die Tier- und Pflanzenzucht und auf die Pathologie. Die letztere hat sich schon frühe für die Vererbung erworbener Krankheiten erklärt, freilich nicht zu allen Zeiten mit gleicher Beharrlichkeit. Man ist jetzt zurückhaltender geworden, als es früher der Fall war, aber auch die Vor-

sichtigen können nicht ohne die Annahme erblicher Anlagen (Prädispositionen) auskommen (R. Virchow).

Die Periode der Zurückhaltung beginnt in der Pathologie mit dem Nachweis verschiedener Ursachen, wie der Krätze, des „Erbgrindes" (Favus), des Aussatzes, der Tuberkulose. Als die Krätzmilbe, der Favuspilz, die Bakterien der Lepra und des Tuberkels nachgewiesen waren, hörte das Bedürfnis auf, diese Krankheiten durch Vererbung zu erklären. Allein für die Tuberkulose, für eine ganze Schar von Nervenkrankheiten, für die Myopie ist die Annahme erblicher Dispositionen nicht zu entbehren. Obwohl nun die erbliche Anlage, wie oben gezeigt wurde, mit der Kopulation ihren Anfang nimmt, so ist doch diese Anlage zunächst nicht sichtbar. Denn erst nach der Kopulation beginnt jene lange Reihe von innern Veränderungen im Ei, welche zu sichtbaren Resultaten, zur Furchung, zur Zellenbildung und schliesslich zur Gewebsbildung führen. Diese neuen Zellen und Gewebe werden nun die Träger der ererbten Anlage, die auch dann noch nicht sichtbar zu sein pflegt. Ehe der Zeitpunkt des Sichtbarwerdens, der wirklichen Manifestation der Anlage eintritt, können Wochen und Monate vergehen, ja, das Kind kann geboren werden und die Anlage kann erst nach Jahren zur Erscheinung kommen. Im letzteren Falle müssen erst neue Zellen, ja Generationen auseinander hervorgehender Zellen entstehen, ehe die definitive Gestaltung erfolgt und erst diese vielleicht sehr spät erzeugten Zellen und die aus ihnen erwachsenden Gewebe zeigen sich in ihren wahren ererbten Eigenschaften. Vorher war nur eine virtuelle Anlage vorhanden, daraus entsteht dann die thatsächliche, aktuelle Anlage. Bei der Annahme der Prädispositionen für erbliche Geisteskrankheiten, welche selten vor der Pubertät auftreten, oder für Tuberkulose, die erst in den 20er Jahren zum Ausbruch kommen kann, oder der Myopie, die schon in dem Kindesalter manifest werden kann, muss ebenso kritisch vorgegangen werden wie bei dem Versuch, die Entstehung irgend einer Species, sei es der Pflanzen- oder Tiere durch Umbildung einer andern, und zwar durch Vererbung neu erworbener Eigenschaften, zu erklären. In der Pathologie ist viel Aufschluss von der statistischen Methode zu erhoffen. Die Beweiskraft der Massen durch die grossen Zahlenreihen kommt hier zur Geltung. So hat die Statistik der Myopie für die Vererbung erworbener Krankheiten des Auges einen sicheren Boden geschaffen, und dieselbe Methode wird dies auch, für viele andere Krankheiten zu liefern imstande sein, wenn sich diese Art der Untersuchung erst weiter ausgedehnt und vervollkommnet hat. Die Frage von der Vererbung erworbener Eigenschaften ist in den letzten Jahren von allen Seiten besprochen und untersucht worden, diesseits und jenseits des Ozeans. Die Anregung hierzu ging von Weissmann aus, der die Vererbung erworbener Eigenschaften in Zweifel zog. Es haben sich anfangs viele Beobachter auf seine Seite gestellt, aber jetzt neigt sich die Wagschale mehr und mehr auf die Seite seiner Gegner.

Weismann, Über die Vererbung. Jena 1883. Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892. Zwischen diesen beiden Abhandlungen liegt eine Reihe anderer über Vererbung und Fortpflanzung, in demselben Verlag erschienen. — Ziegler, E., Beiträge zur pathol. Anat. und Phys. Bd. 1. 1886. — Orth, J., in Festschrift für A. v. Kölliker. Leipzig 1887. — Rohde, Fr., Über den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften und Krankheiten. Jena 1895. Siehe dort viele Litteraturangaben. Zu Gunsten Weismanns haben sich erklärt: Wallace, Ray Lankester, Poulton, Wiedersheim u. A. — Die Frage, ob erworbene Eigenschaften vererbt werden oder nicht, beeinflusst unsere Vorstellungen über Ethik, Erziehung und Gesellschaftslehre. Dadurch wird es erklärlich, dass sich auch Philosophen in den Streit gemischt haben.

Einen den Anschauungen Weismanns entgegengesetzten Standpunkt nehmen ein: Eimer, Th., Die Entstehung der Arten auf Grund vom Vererben erworbener Eigenschaften. Jena 1888. — Windle, Journ. Linnean Soc. Vol. 53. 1890. — Schiess, Biol. Centralbl. Bd. 8. 1888—89 — Herbert Spencer in mehreren Abhandlungen, Contemporary Review. London 1893 und 1894. — Ryder A. John, Proceed of the Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1893. — Osborn, H. F., Alte und neue Probleme der Phylogenese in: Ergebnisse von Merkel und Bonnet. 1894. Mit vielen Litteraturhinweisen auf englische und amerikanische Abhandlungen; ferner Haeckel, Huxley, Gegenbaur, Fürbringer, Bollinger, Claus, Cope, Lester Ward. Maupas u. A.

c) Vererbungstheorien.

Die Erklärungsversuche des Vererbungsprozesses heissen Vererbungstheorien. Nachdem die Eigenschaften des reifen Organismus in seinen Geschlechtsprodukten in der Form von Anlagen so eingeschlossen sind, dass sie bei dem Nachkommen wenig oder nicht verändert nach einer Reihe von Entwickelungsvorgängen wieder hervortreten, sitzt in dem Samenfaden und der Eizelle offenbar das ganze Geheimnis des Geschehens. Es handelt sich nun darum, zu erfahren, welchen Bau und welche Anordnung die unscheinbaren Moleküle im Innern dieser Gebilde besitzen, damit unter ihrem Einfluss ein verwandter Organismus aufs neue wieder hervorgehen könne, sobald die entsprechenden Bedingungen gegeben sind. Es soll ferner darüber Aufklärung gegeben werden, auf welche Weise die im Laufe des Lebens neu erworbenen Eigenschaften aus dem Körper in das Innere des Eies und des Samenfadens so hineingelangen, dass sie auf die Nachkommen übertragbar werden, wie z. B. die schon erwähnte Myopie oder das Talent für Musik u. s. w.; endlich soll Klarheit darüber gewonnen werden, auf welche Weise die in dem Keimplasma eingeschlossenen körperlichen oder geistigen Anlagen bis in das Gehirn oder bis in die entferntesten Organe hinaus gelangen, wie die Farbe der Augen, der Haare und der Haut.

Seit Aristoteles und Demokrit beschäftigen diese Fragen die denkenden Köpfe aller Völker. Jede Epoche suchte mit Hülfe des vorhandenen Erfahrungsschatzes die Rätsel zu lösen und so sind viele Entwickelungstheorien entstanden. Durch die Vervollkommnung der mikroskopischen Hülfsmittel, durch die Untersuchung der niederen Meerestiere (namentlich der Seeigel), durch experimentelle Untersuchungen mancher Art und durch die Resultate der Tier- und Pflanzenzucht ist allmählich ein Einblick in die verschlungenen Wege der Vererbung gewonnen worden. Die folgende Darstellung beruht auf den zahlreichen Forschungen der Neuzeit, wobei aber zu beachten ist, dass wir erst am Beginn des schwierigen Weges stehen.

Von dem Standpunkt jeder Vererbungstheorie aus ist das Ei, und wir ziehen zunächst das menschliche Ei in Betracht, ebenso wie jeder Samenfaden, als ein Mikrokosmus aufzufassen, in welchem eine verschwindend geringe Menge von Stoffteilchen die Fähigkeit besitzt, unter günstigen Umständen ein dem Elternpaar gleiches Wesen zur Ausbildung

zu bringen. Die Stoffteilchen, an welche diese Eigenschaften gebunden sind, können als organisierte Moleküle bezeichnet werden. Wie die Physik und die Chemie auf materielle Moleküle und Atome zurückgehen, so geht die biologische Wissenschaft zu jenen Einheiten in den Zeugungsstoffen zurück, um aus deren Zusammensetzung die Erscheinungen der lebenden Welt zu erklären. Diese Moleküle enthalten die Fähigkeit, die alten Merkmale der Species, der Rasse, des Typus, der Familie wieder zur Ausbildung zu bringen, samt denjenigen Eigenschaften, welche neu erworben wurden. Diese Moleküle, die sich nach bestimmten Gesetzen ordnen müssen, um stets dasselbe Wesen wieder zu gestalten, sind auch mit den 24 Buchstaben des Alphabetes verglichen worden, die sich nach den Gesetzen der Sprache in unendlichen Kombinationen ordnen, oder auch mit den Tönen, die sich zu zahllosen Harmonien aneinanderreihen. Zutreffend ist auch der Vergleich mit Schiesspulver, das nach dem Entzünden ein viel tausendmal grösseres Volumen einnimmt. Die organisierten Moleküle in dem Ei und dem Samenfaden sind ausserordentlich klein. Berechnungen zeigen, dass in einem einzigen Spermafaden viele, viele tausende Platz finden, und ebenso im Innern des menschlichen Eies. In dem Spermafaden befinden sich die vererbenden Moleküle nach den vorliegenden Beobachtungen in dem Kopf und Mittelstück (Fig. 6, Seite 29), in dem Ei in dem weiblichen Vorkern und in dem Protoplasma (auch weisser Dotter, Furchungsdotter genannt). Bei dem Samenfaden stellt das Keimplasma eine konzentrierte Kernsubstanz dar, die aber nicht lediglich aus anderen Kernen hervorging, wie schon angenommen wurde, sondern auch Zellenprotoplasma in sich aufgenommen hat. Die Entstehung der Samenfäden beweist dies unumstösslich (Fig. 385). Alle mitotischen Vorgänge, welche sich dabei abspielen, zeigen, dass der ganze Inhalt der Stammzelle und der Mutterzellen bei der Herstellung des Spermafadens beteiligt ist, und nicht bloss ihr Kern. Die organisierten Moleküle in dem Samenfaden denkt man sich, wie jene

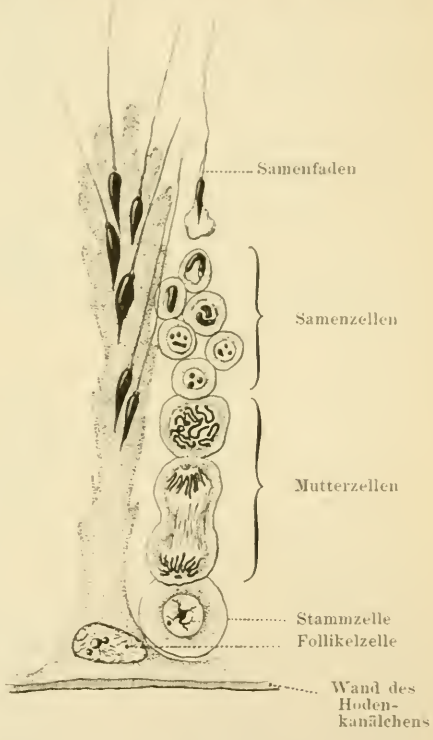


Fig. 385.
Entwickelung der Samenfäden. Schematisch.

des Eikernes und des Eiprotoplasma überdies teilungsfähig, ferner der Vergrösserung und der Quellung fähig, wodurch sie, unter solchen Umständen, einen viel grösseren Umfang annehmen können. Diese Träger der Anlagen können dadurch an alle neugebildeten Zellen Stoffe abgeben. Bei einem solchen Verhalten der Moleküle des Samenfadens ist es begreiflich, dass die Farbe der Augen der Haare und der Haut ebenso wie alle anderen Organe in dem ganzen Körper unter dem Einfluss dieses einen Samenfadens stehen, der zur Befruchtung verwendet wurde. Er beherrscht überdies die gesetzmässige Entwickelung des Aufbaues der Species und der Rasse. Während sich dann gleichzeitig die allgemeinen Eigenschaften des Wirbeltieres und diejenigen des Säugers immer deutlicher ausgestalten, bilden sich die alten Zeichen gemeinsamer Organisation aus den Molekülen hervor, wie Kiemenbogen, Kiemenspalten oder das Centrale carpi. Ganz dieselben Eigenschaften besitzt auf Grund seiner Entstehung auch das weibliche Ei. Diese weibliche Erbmasse (Kern und geringe noch nicht bestimmbare Mengen des Dotters) verteilt sich wie die männliche des Samenfadens in dem ganzen Körper des Sprösslings, und die beiden durchdringen sich gegenseitig so vollkommen, dass eine gleichwertige Verteilung zustande kommt, und beide in gleichem Sinne auf die Herstellung eines Vertreters der Species und der Rasse hinwirken. Unter solchen Umständen hat der folgende Satz das Gewicht eines Axiomes: Ei und Samenzelle sind zwei Einheiten, von denen jede mit allen erblichen Eigenschaften der Art ausgestattet ist.

Die Vererbung erworbener Eigenschaften z. B. der Myopie, verlangt folgende Voraussetzungen: Sollen die Produkte der Keimdrüsen eines Myopen um das 25. Jahr herum einem Nachkommen das Leben geben, so muss auch das Auge des Vaters oder der Mutter, das schon in der Jugend infolge von Nahearbeit myopisch geworden ist, in dem Sperma oder dem Ei durch organisierte Moleküle repräsentiert sein, denn das Auge gehört zu den wesentlichen Eigenschaften der Species und der Rasse. In solchen Fällen sind nun die Moleküle offenbar in irgend einer Richtung krankhaft verkümmert in dem Keimplasma vorhanden, und können, wenn nicht Widerstände in dem Nachkommen die Wirkung der unvollkommenen Moleküle hemmen, die Prädisposition zu einem myopischen Auge veranlassen.

Der hier niedergelegte Gedankengang trägt das Hypothetische seines ganzen Wesens an der Stirn, aber es ist zur Zeit noch nicht möglich gewesen, die Vererbung erworbener Eigenschaften anders als in verwandter Weise zu deuten. Darwin hat eine direkte Zusammensetzung der Erbmasse aus Keimchen angenommen, welche aus dem betreffenden Organ in die Erbmasse aufgenommen werden, aber dieser Gedanke hat wenig Anklang gefunden.

Auf etwas sicherem Boden ruht die Erklärung der dritten der oben erwähnten Vererbungserscheinungen, bei denen es sich um die Übertragung körperlicher Eigenschaften handelt, welche in den entfernten Organen auftreten, wie Farbe der Augen, der Haare und der Haut. Die meisten Botaniker hängen der Lehre an, dass alle oder doch weitaus die meisten Zellen des Pflanzenkörpers die sämtlichen, erblichen Eigenschaften der Art im latenten Zustand enthalten. Dasselbe lässt

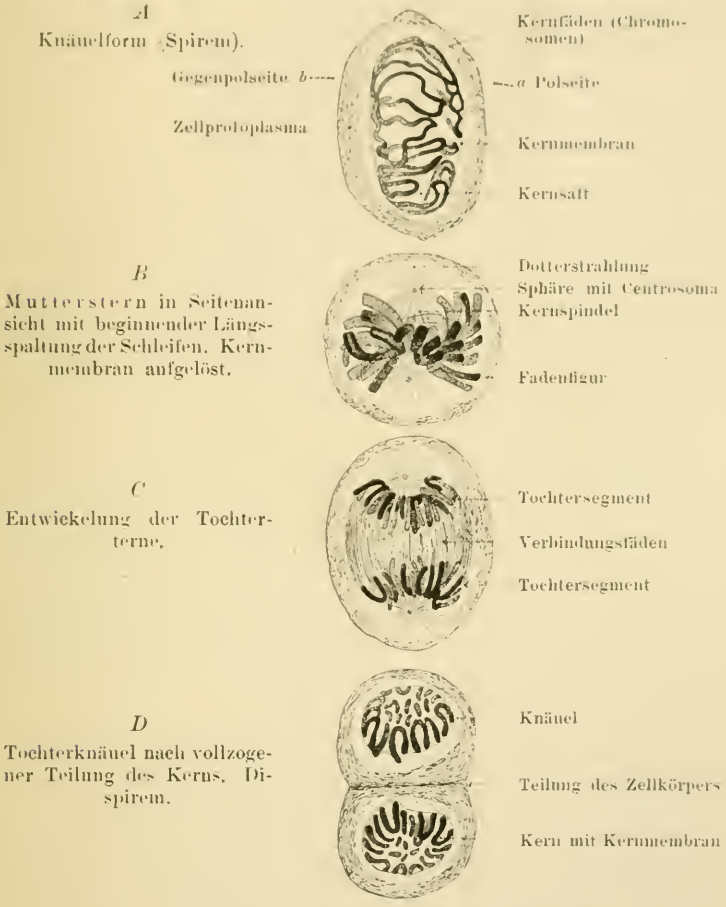


Fig. 386.
Zellteilung (Salamanderlarve). Nach Rabl.

sich auf Grund von Thatsachen auch von den niedern Tieren aussagen. Für höhere Tiere kann man den Beweis allerdings nicht direkt führen, aber bei der Übereinstimmung in so vielen fundamentalen Eigenschaften darf man annehmen, dass auch bei ihnen alle vom Ei abstammenden Zellen Erbmasse enthalten, welche durch Teilung der vererbenden Moleküle in sie gelangt ist. Hier kommt die Erkenntnis „Omnis cellula ex cellula und Omnis nucleus e nucleo zur vollen Bedeutung, denn die Phänomene

der Furchung (s. Seite 50 ff.) lehren den Abstammungsprozess jeder Zelle und jedes Kerns mit Hülfe eines Teiles jener unendlich vervielfältigten Erbmasse, welche in der Kernfigur, in der Kernspindel und in den Centrosomen enthalten ist (Fig. 386). Die Kerne sind also die Träger der Moleküle. Diese Erfahrungen drängen zu dem Schluss, dass jede Zelle, auch des Menschen, etwas von der Erbmasse mit auf den Lebensweg erhält, dass also die Teilungsfähigkeit der Vererbungsmoleküle des Eies und Samens eine enorme ist, der Expansion des entzündeten Pulvers vergleichbar. Dadurch gewinnt die Vorstellung manche Anhaltspunkte, um zu verstehen, wie die Farbe der Augen, der Haare, die Form des Bartes oder andere Merkmale von dem Keimplasma aus beeinflusst werden können. Wenn dem so ist, dann werfen diese Erfahrungen und Vorstellungen auch ein Licht auf die Vererbung erworbener Merkmale; dann haben die Moleküle ein solch grosses Teilungsvermögen, um jeder Zelle des Körpers einen bestimmten Anteil zu übermitteln, und auf solche Art den Weg von dem Ei oder dem Samenfaden beispielsweise bis zum Auge oder dem Kopfhaar zurückzulegen: dann dürfte auch der umgekehrte Weg von dort, zu der Stätte des Keimplasma hin, weniger rätselhaft erscheinen. Mechanische und chemische Kräfte sind genugsam bekannt, um einen stofflichen Verkehr zwischen allen Organen herbeizuführen.

Die durch Untersuchung von Pflanzen und niederen Tieren gewonnenen Beweise für solche Deutung können in der unten verzeichneten Litteratur nachgesehen werden. Hier sei nur betont, dass eine prinzipielle Scheidung niederer und höherer Organismen vom vererbungstheoretischen Standpunkt aus, nicht zulässig ist. Die Vererbungsphänomene und deshalb auch die Vererbungsgesetze sind in beiden Gruppen nur gradnell verschieden. Aus demselben Grunde ist auch die Lehre irrig, dass die einzelligen Protisten unsterblich sind.

Keine Unsterblichkeit der Protisten.

Man kann vielleicht von einer Unsterblichkeit der organisierten Substanz sprechen (Maupas, Haeckel), weil sich das Leben stets wieder erneuert, allein ein solches kosmologisches Grundgesetz der Erhaltung der organisierten Substanz hat nichts zu thun mit jener angeblichen Unsterblichkeit der Protisten.

Es giebt Vererbungstheorien, welche alle Fragen des Problems in den Kreis ihrer Betrachtung ziehen, vor allem die Vorgänge bei der Stammesentwickelung der Tiere und die Bedeutung der Polkörperchen, welche schon Seite 25 erwähnt wurden. Nach diesen Seiten enthält die unten aufgeführte Litteratur zahlreiche Erörterungen. Der Leser wird beträchtlichen Meinungsverschiedenheiten begegnen, welche teilweise damit zusammenhängen, dass dem Paläontologen, dem Anatomen, dem Botaniker, dem Zoologen der Wirbeltiere und jenem der Wirbellosen die Vererbungsvorgänge und die Faktoren in verschiedenem Lichte erscheinen. Bei der obigen Darstellung wurde der Mensch in den Vordergrund gestellt, in der Voraussetzung, dass die allgemeinen Anschauungen, welche gewonnen worden sind, auch für ihn gelten. Es ist sicherlich eine auffällige Lehre, die wir aus der modernen Embryologie zu ziehen vermögen, dass die physische Grundlage der Vererbung immer dieselbe ist: eine Zelle, die sich teilt. Unter diesen Umständen sind wohl auch die Gesetze der Vererbung in der ganzen organischen Welt immer die nämlichen, ohne Schranken zwischen den einzelligen und mehrzelligen Wesen, oder zwischen Tieren und Pflanzen, gleichviel ob sie hoch oder nieder organisiert sind. Es

handelt sich für die Zukunft darum, die Varianten dieses Gesetzes nach und nach durch Beobachtung und Experimente kennen zu lernen, um schliesslich das Gesetz selbst zu ergründen, was der Fall sein dürfte, wenn erst einige Species, nach dieser Richtung hin, genau studiert sind. Für den Menschen sind bereits vielversprechende Anfänge gemacht, auf welche oben hingewiesen wurde; er eignet sich trotz der langen Lebensdauer und den dadurch bedingten langwährenden Beobachtungszeiten in einem hohen Grade für vererbungstheoretische Studien, weil seine Organisation von allen höheren Formen am besten bekannt, und weil die Beobachtungen wegen der Familientradition überall, an allen Orten der Welt, in allen Klimaten und unter den verschiedensten Lebensbedingungen angestellt werden können.

Die Naturwissenschaft muss die Vererbung, wie die Phylogenie, als einen rein mechanischen Prozess auffassen und die Entwickelung der organisierten Wesen durch die oben erwähnten Faktoren, Vererbung, Anpassung, Kampf ums Dasein, Wanderung, Isolierung u. s. w. zu erklären suchen, also mechanische Entwickelung, mit Vererbung erworbener Eigenschaften, voraussetzen. Ist dies die wahre Aufgabe der Biologie, dann ist es vorzuziehen, auch in den Ausdrücken sich jenen Wissenschaften anzuschliessen, welche vor allem die Kräfte der Natur nach strenger naturwissenschaftlicher Methode verfolgen wie die Chemie und die Physik. Deshalb ist oben auch der Ausdruck Molekül gewählt für die Bezeichnung der letzten Einheiten, welche die Kräfte des Spermafadens oder des Eies enthalten. Mit Absicht wurden alle anderen Bezeichnungen hierfür beiseite gelassen, weil sie nur zu leicht Anhaltspunkte zu einer metaphysischen Theorie geben. Das Wesen der Moleküles wird nicht klarer dadurch, dass von Keimchen, von Micellen oder Pangenen gesprochen wird. Alle Eigenschaften, welche diesen Elementen zugeschrieben werden, lassen sich ebenso gut von den Molekülen angeben. — Die hypothetische Kontinuität des Keimplasma ist weder empirisch nachweisbar, noch theoretisch für die Erklärung des Vererbungsprozesses von Bedeutung; denn das feinere morphologische Verhalten des Karyoplasma und des Cytoplasma bei der Befruchtung und Eifurchung geben keine Anhaltspunkte für solche Interpretation im Gegenteil, gerade die Erfahrungen an Pflanzen und Tieren deuten darauf, dass jede Zelle die Rolle der Fortpflanzung und damit auch der Vererbung übernehmen kann.

Vererbungstheorien: Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustand der Domestikation. Bd. 2. — His, W., Arch. f. Anthropologie. Bd. 4 u. 5. 1871 und 1872. — His, W., Unsere Körperform, a. a. O. — Galton, A theory of heredity Journ. Anthr. Inst. 1875. — Haeckel, Generelle Morphologie, a. a. O. — Haeckel, Die Perigenesis der Plastidule. Berlin 1876. — Haeckel, Phylogenie der australischen Fauna. Jena 1893. Einleitung. — Weismann, a. a. O. — Hertwig, O., Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884. — Hertwig, O., Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892. — Kölliker, A. v., Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. Bd. 42 und 44. 1886. — Nussbaum, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18. 1880. Bd. 23. 1884. — Nägeli, C. v., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1884. — Strassburger, E., Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. — Spencer, H., a. a. O. — H. de Vries, Intracellulare Pangenesis. Jena 1889. — Thomson, J. A., The history and theory of heredity. Proceed. Soc. Edinburgh Vol. 16. 1890. — Yves Delage, La structure du protoplasma et les théories sur l'Herédité. Paris 1895 — Für entwickelungstheoretische Betrachtungen sind die Versuche wertvoll, welche mit den Arbeiten Pflügers über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo beginnen. Hinweise auf die Untersuchungen von Born, O. Hertwig, Roux, Driesch, Barfurth u. A. siehe in dem Arch. f. Entwickelungsmech., a. a. O.

Sachregister.

Abdominalhöhle 203, 387, 389, 390.
Ablepharie 590.
Achoria 167.
Achse der Embryonen 245.
Affenspalte 530.
Afteröffnung 89.
— grube siehe Analgrube.
Agnathie 329.
Aglossie 336.
Allantois 171.
— gang 79.
— gefässe 172.
— kreislauf 205, 446.
— placenta 205.
Amitosis 68.
Amnion 155, 158, 206.
— höhle 206.
— kontraktilität 162.
Amphioxus 54, 88, 537.
Ampullen 594.
Analgrube 349.
— membran 433.
— region 439.
Anamnia 195.
Anomalien 638.
Anthelix 616.
Annulus tympanicus 620.
Aorta 454
—, hintere 460.
—, primitive 460.
—, vordere 447.
Aortenbogen 461.
— wurzeln 461.
Appendix testis 415.
Aprosopie 329.
Archicerebrum 497.
Area centralis 583.
Arteria centralis retinae 581.
Arteriae ciliares 577.
Arteria femoralis 466.
— iliaca communis 465.
— ischiadica 465.
— pulmonalis 454.
Arteria stapedialis 611.
— subclavia 464.
Arteriae umbilicales 484, 487.
Arteria vertebralis 464.
Arteriae intercostales 465.
— hypogastricae 172.
— omphalo-mesentericae siehe Dottersackarterien.
Arterien des Darms 466.
— der Urniere 466.
Ascidien 241.
Assimilation 553.
Atavismus 467.
Atresie der Nasenlöcher 622.
Atrioventrikularklappen 454.
Atresia ani 440.
Atlas 269.
Auge 220, 573.
—, Phylogenie 592.
Augenblasen 497, 573.
— kammer, vordere 588.
— nasenrinne 313.
— spalte 580.
Auriculae cordis 446, 457.
Aurikularhöcker 607, 615.
Axillarherzen 366.
Azoospermie 418.
Baersches Gesetz 234.
Balken 524.
Basalplatte 251, 516.
Bauchhöhlenschwangerschaft 37.
Bauchspalte 210.
— stiel 174, 222.
Becken 282.
— darm 316.
Befruchtung, Ort der 36.
Befruchtungstheorie 35.
Bildungspol 57.
Bindearme 514.
Bindegewebsknochen 248.
— zellen, fixe 492.
Biogenetisches Gesetz 236, 445.
Blasensprung 160, 424.
Blastem, axiales 305.
Blastogenie 2, 15, 49.
Blastoporus 89.
Blastosphäre 92.
— von Triton 90.
Blastophylie 11, 15.
Blastula 54.
Blutkörperchen 488.
—, weisse 490.
Bodenplatte 502, 516.
Branchialbogen 319.
Brücke 513.
Brückenbeuge 499.
Bulbus aortae 447.
Bursa epiploica 377, 379.
— inguinalis 442.
— pharyngea 340.
Canalis alveolaris inferior 262.
— auricularis siehe Ohrkanal
— facialis (Fallopia) 262.
— Fontana 589.
— infraorbitalis 262.
— neurentericus 73, 96, 98, 101, 102, 494.
— Vidianus 262.
Caecum 318, 346.
— cupulare 596.
— vestibulare 596.
Caenogenesis 237.
Carotis interna 263.
Caudaldarm 174, 217, 316, 347.
Chalazen 22.
Chondrocranium siehe Primordialschädel.
Chorda dorsalis 104.
— gallerte 106.
—, Herkunft der 109.
— kanal 109.
— rinne 109.

Chordascheide 105
Choriata 167.
Chorion 163, 206, 242.
— frondosum 164.
— laeve 164.
— zotte 165.
Chorioidea 585.
Chromosomen 60.
Centralkörper 64
Centrosoma 31, 34, 64, 417.
Cerebellum 512.
Cervix uteri 186.
Colon adscendens 384.
— descendens 385.
— sigmoideum 385.
Compacta 191.
Conus arteriosus 447.
— inguinalis 445.
Cornea 588.
Corpus ciliare 586.
— luteum 43.
— striatum 525.
Corpora restiformia 510.
Cortisches Organ 599.
Cortische Pfeiler 599.
Cotyledonen 190.
Cölom 116, 203, 386.
—, ausserembryonales 161.
—, embryonales 161.
— divertikel 396.
— epithel 392.
— des Rumpfes 388.
— wand 392
Craniogenesis 249.
Crus helicis 617.
Cuticula dentis 354.
Daltonismus 636.
Damm 437.
— falten 350.
Darmlarven 89.
— nabel 197, 208.
— pforte 215.
— pforte, vordere 311.
— rinne 208, 310.
— rohr 211, 310.
— rohr, Epithel 345.
— rohr, Zotten 346.
Darwin'sche Spitze 618.
Dauerniere 218, 403.
Deciduae 176.
Decidua, reflexa 182.
— subchorialis 192.
— vera 178, 179.
Deciduata 185.
Deckschicht 86.
Defekte d. Kammerscheidewand 453.
Deckplatte 502, 516.
Delamination 96.
Demideciduata 185.
Dendriten 500.
Dentition, mehrfache 359.
— primäre 358.
— sekundäre 358.
— Verwachsung 360.
Dermoide 263.
Descensus ovariorum 441
— testiculorum 443
Deutoplasma 19
Diaphragma 298.
Diphallus 436.
Discuszellen 43, 51
Dispirem 62.
Diverticulum, Nuckii 442.
Doppelbildungen 152.
— knäuel 62.
— stern 62.
Dotter 17.
— gang 201, 221, 311.
— haut 22.
— kreislauf 201, 446.
— kugeln 23.
— pol 57.
— sack 77, 167, 221.
— sackarterien 169.
— sack-Mesoderm 144.
— sackvenen 169, 468, 473.
— strahlung 59.
— wall 146.
Drüsen, Bartholini 438.
— Cooper 439.
— Nebenschilddrüsen 365.
— Princip des Wachstums 337.
— Schilddrüse 361.
— Thymus 363.
Ductus, arteriosus 463.
— Verschluss desselb. 464.
— cochlearis 595, 599.
— Cuvieri 470.
— omphalo-entericus siehe Dottergang
— venosus 475, 476.
Duodenum 317, 343.
Dünndarmdivertikel 345.
Dyaster 62.
Ei 17.
—, menschliches von 10—12 Tagen 54.
— — von 0,4 mm Länge 78.
— — v. 1,54 mm Länge 80.
—, meroblastisch 57.
—, Reifung 25.
—, Wanderung 47.
—, Loslösung des 47.
— hüllen 154.
— kern 26.
— leiter siehe Tuben.
Ektoderm 75.
—, foetales 164.
Embryo, menschlicher 2 mm Länge 77.
— — 2. Woche 86.
Embryonalfleck 52, 70.
— vom Kaninchen 73.
Embryonen, Altersbestimmung 243.
— Divergenz derselben 234.
— durchsichtige 232.
— gerade Länge 244.
— Längenbestimmung 243, 245.
Embryonen, normal und pathologisch 241.
— spezifische Physiognomie 233.
— von 12—14 Tagen 196.
— — 15—21 „ 206.
— — 21—30 „ 219.
— 5 Wochen 226.
— 6 „ 230.
— — 7-8 „ 232.
Eminentia pyramidalis 263.
Enddarm 216, 316, 318, 347.
— knopf 97.
Endochorion siehe seröse Hülle.
Endolymphe 593.
Entoderm 75.
Ependym 494, 501, 508, 527.
Epididymis siehe Nebenhoden.
Epiglottis 374.
Epiphysis 497, 517.
Epiphysenplatten 271.
Epispadie 439.
Episternum 272.
Epistropheus 269.
Epithelscheide 352.
Epitrichium 564.
Eponichium 572.
Epoophoron siehe Parovarium.
Ethmoidalplatte 252.
Exkretionssystem 218.
Extremitäten 220.
—, Herkunft 287.
—, Homodynomie 285.
—, Homologie 285.
— leiste siehe Wolffsche Leiste.
Exoccipitalia 251.
Femur 283.
Fibula 284.
Figur, achromatische 62.
Fimbria, ovarica 418.
Fimbrien 37.
Fissura, calcarina 531.
— cerebri magna 524.
— collateralis 531.
— orbitalis superior 262.
— parieto-occipitalis 530.
— petro-tympanica 262.
— transversa cerebri 531.
Flügelplatte 516
Follikel, primordiale 412.
— zellen 411.
Fontanellen 257.
Foramen, ethmoidale anterius 262.
— jugulare 262.
— Magendii 512.
— Monroi 520, 523.
— occipitale magnum 262.
— opticum 262.
Fötalanhänge 155, 242.
— hüllen 176, 242.
— kreislauf 482.

Follikel, Blutung 42.
— epithel 42.
— Graafscher 19.
—, Platzen des 44.
Fossa Sylvii 529.
Fretum Halleri 447.
Frontale 258.
Froschei 55.
Fruchthof 52, 70.
— kapsel 81, 181.
— wasser 159.
Fundamentalorgane 96.
Funiculi, cuneati 511.
— graciles 511.
Funiculus Rolando 511.
Furchung 49, 56, 58.
— aussen 55.
— innen 59.
Furchungsprozess 50.
Furchung, inäquale 58.
—, partielle 57.
—, totale 56.
Furchungskern 33.
Fuss 275, 276, 281, 284.
Gallenblase 368.
Ganglien, sensible 506.
—, sympathische 638.
— kette 559.
— leiste 503.
Ganglion acustico-faciale 507, 692.
— cerebrale 507.
— geniculi 545.
— spirale 693.
— vestibuli 692.
— trigemini 507.
— vagi 507.
Gärtnersche Kanäle 428.
Gastraeatheorie 88.
Gastrula 91.
Gastrulation 87, 95.
Gaumen 333.
— falten 334.
Gefässblatt 492.
Gehirnblasen, primitive 495.
Gehörknöchelchen 610, 613.
Gekröse des Eierstockes 418.
—, freies 382, 384, 385.
—, Muskeln 386.
—, Resorption 386.
—, Verwachsung 383.
Gelenke 285.
Genitalfalten 434.
— höcker 348, 434.
— strang 423.
— wülste 436.
Geruchsorgan 620.
Geschmacksorgan 629.
Gesichtsentwickelung 324.
Glandula carotica 366.
— submaxillaris 337.
— sublingualis 337.
Glaskörper 580.
Gleichgewicht der Geschlechter 632.
Gliasubstanz 494.
Graafscher Follikel 19, 420.
Grundplatte 516.
Gubernaculum 441.
Haare 564.
— kleid 566.
— wechsel 567.
Hagelschnüre 22.
Hals 329.
— bucht 228.
— rippen 270
Hämatoblasten 489.
Hämophilie 638.
Hand 275, 276.
Harnblase 407.
— -Geschlechts-Apparat 218.
Hassallsche Körperchen 365.
Haube 514
Hautknochen 248.
— zähne 355.
Helix 616.
Hemisphären 496, 515, 520.
Hensensche Knoten 98.
Hermaphroditisch 413.
Hermaphroditus spurius 440.
Herz 203, 221, 446.
—, Endokardkissen 450.
—, Endothelrohr 449, 459.
— nerven 561.
— rinne 457.
— schlauch 459.
—, Venenschenkel 447.
—, Ohrkanal 446.
—, Vorhof 447.
Heteronomie 551.
Hinterhauptsfontanelle 257.
Hippocampus 526.
Hirnblase, hintere s. Rhombencephalon.
—, mittlere s. Mesencephalon.
— sichel, primitive 250.
Histogenie 15.
Histophylie 11.
Hoden 414.
— -Follikelzellen 416.
— -Stammzellen 416.
Homodynamie der Venen 482.
Homologie 236.
Homonomie 550.
Hornblatt 75.
Hydatide, gestielt 415.
—, ungestielt 416.
Hydra 91.
Hydramnion 160.
Hydroperione 186.
Hymen 426.
Hyoidbogen 209, 319.
Hyperdaktylie 286.
Hypophysis 212, 497, 519.
Hypophysengang 213, 318.
— tasche s. Rathkesche Tasche.
Hypospadie 436.
Hypothalamus 518.
Jacobson'sches Organ 627.
Idioplasma 36.
Idiosomes 66.
Immigration 96.
Implacentalia 195.
Imprägnation 37.
Indeciduata 185.
Insel Reil 521.
Integument 563.
Interbranchialfeld 319.
Intermaxillare 259, 333.
Intertrabekularraum 252.
Invagination 88, 100.
Iris 586.
Isthmus 514.
Kaninchenei 94.
Karotidenbogen 462.
Kandalwirbel 269, 270.
Kaumuskeln 294.
Kehlkopf 374.
Keilbeinfontanelle 257.
Keimbläschen 17, 52.
Keimblätter 92.
— Homologie 128.
—, histogenetische Bedeutung 123.
—, morphologische Bedeutung 123, 129.
Keimblase von aussen 69.
— Homologie 94.
— Kaninchen 70.
— — innerer Bau 82.
— Mensch 72.
— eines Säugetieres 84.
Keimblatt, Begriff des 128.
Keimchen 66.
Keimdrüsen 410.
Keimesgeschichte 2, 15, 49.
Keimepithel 411.
Keimfalte 398.
Keimfleck 17, 19.
Keimfortsätze 19.
Keimhaut, ausserembryonal 77.
— embryonal 77.
— menschliche 74.
Keimscheibe 80.
— des Hühnereies 74.
Keimzellen 500.
Kephalogenesis 550.
Kern des Accessorius 510.
— — Glossopharyngeus 509.
— — Hypoglossus 510.
— — Vagus 510.
Kernfigur, achromatische 59.
— chromatische 59.
Kerngerüst 18.
Kernsaft 18.

Kernspindel 62.
Kiemenbogen 209, 236, 318, 321.
—, Bau derselben 322.
—, Derivate 322
—, Zahl derselben 321.
Kiemenfisteln 322
Kiemenmuskeln 292.
Kiemenspalten 209, 318, 320, 611.
— erste 319, 324, 619.
Kiemenspaltenorgane 540, 543.
Kindsbewegungen 630.
Kloake 348, 432.
Kloakenmembran 347, 350, 431.
Knorpelscheiben am Schädel 266.
Körperform 196.
Konkrescenz 223, 406.
Kopfbeuge 230, 498.
Kopfcölom 203.
Kopfdarm 201, 310, 314, 318.
Kopffalte 156
Kopffortsatz 72, 98.
Kopfhöhlen 140, 552.
—, prootische 293.
Kopfnerven, gemischte 538.
Kopfplatten 200, 249.
Kopfskelett, Belegknochen 257.
Kopftiefe 245.
Kreislauf nach der Geburt 487.
Korrelation 631.
Kryptorchismus 444.
Kupffersches Bläschen 224.
Kuppelblindsack siehe Caecum cupulare.
Labyrinthgrübchen 593.
—, Gallertgewebe 612.
—, häutiges 597.
— kapsel 252.
—, knöchernes 603.
—, Phylogenie 606.
Lamina affixa 523.
— terminalis 516.
Leber 366.
— cylinder 367.
— gang 313.
— zotten 369.
— wulst 366.
Leistenband der Urniere 398.
— bruch, angeboren 444.
Leptogastrula 90.
Leukocyten 491.
Lider 589.
Ligamentum falciforme hepatis 377.
— hepato-gastricum 380.
— vesicae medium 173, 407.
Linse 575.
—, Regeneration 126.
Linsengrübchen 574.
— kapsel 556.
— kern 526.
Limbus Vieussenii 451.
Lippenfurche 328.
Lobi optici 515.
Lunge und Schwimmblasen 575.
Lungen 371.
— bogen 461.
— rinne 215, 373.
— schläuche 372.
Lymphgefässsystem 492
— knötchen 336.
Liquor amnii siehe Fruchtwasser.
Luftkammer 21.
Lunula 73.
Luteinzellen 44.
Magen 317, 341.
Makakenohr 618.
Mandibularbogen 209, 319.
Meatus auditorius internus 262.
Medulla oblongata 513.
Medullarrinne 74, 201.
— wülste 74, 201, 494.
Meibomsche Drüsen 590.
Meckelscher Knorpel 236, 253, 329.
Membrana capsularis 579.
— nictitans 590.
— pupillaris 578.
— tectoria 601.
— granulosa 42.
Menstruation 45.
—, Ursache der 47.
Merocyten 150.
Mesencephalon 495, 497, 514.
Mesenchym 145.
Mesenterium commune 344, 375, 384.
Mesethmoidplatte 252.
Mesoarium 418, 442.
Mesocardium posterius 299, 387.
Mesoderm 75.
— bildungsrinne 120.
—, amniotisches 145.
— falte 121.
—, gastrales 120.
—, Herkunft des 118.
—, parietales Blatt des 116, 143.
—, peristomales 118.
—, viscerales Blatt des 116, 143.
Mesocardium 376.
— laterale 299.
Mesoduodenum 343, 382.
Mesogastrium 300, 376.
— anterius 377.
— posterius 341.
Mesorchium 414, 442
Metacarpalia 279.
Metakinesis 62.
Metamerie des Wirbeltierkopfes 265.
Metanephros siehe Dauerniere.
Metazoën 75, 89.
Methode, genetische 4.
Mesonephros siehe Urniere.
Micellen 66.
Mikrocephalie 258.
Mikrosomen 18.
Milchdrüsen 569.
Milchgebiss 355.
Milchleiste 570.
Milz 383, 493.
Mitosis 59.
Mittelfell 373.
Mitteldarm 311, 315, 343.
Mittelohr 607.
Mittleres Keimblatt siehe Mesoderm.
Monorchide 444.
Mucosa des Darmrohres 313.
Mundbucht 210, 312, 314.
— höhle 332.
— rachenhöhle 324, 332.
— winkel 313.
Morulastadium 50.
Muskeldefekt 306.
— feld 139, 288.
— knospe 138.
— platte 133.
Muskeln, diplomere, polymere 290.
— der Augenhöhle 292.
— der Bauchwand 301.
— des Halses 297.
— der Extremitäten 302.
— des Gesichtes 295.
— des Kehlkopfes 297.
— des Kopfes 292.
— der oberen Extremität 303.
— des Pharynx 340.
— des Stammes 290.
— der unteren Extremität 307.
— der Zunge 295.
Musculi intercostales 292, 298.
— intertransversarii anteriores 297.
— levatores costarum 298.
— obliqui capitis 291.
— recti capitis 291.
— rotatores longi, breves 291.
— scaleni 297.
— spinales, semispinales 291.
Musculus Azygos uvulae 295.
— levator veli palatini 295.

Musculus longus capitis 292.
— — colli 292.
— splenius capitis et colli 291.
— stapedius 295.
— sterno cleidomastoideus 297.
— tensor tympani 294.
— — veli palatini 294.
— trapezius 297.
Müllerscher Gang 397, 401, 418, 422, 425.
Müllerscher Hügel 425.
Myocöl 137.
Myosepta 136.
Myotom 133.
Myotome, postotische 294, 552.
Nabelbläschen 168, 221.
— scheide 158.
— schleife 318, 344, 384.
— strang 175, 222.
— vene 368, 468.
Nachfurchung 58.
Nackenbeuge 207, 499.
— krümmung 230.
Nachgeburt 195.
Nackensteisslänge 245.
Nägel 571.
Nahtknochen 258.
Nase 324.
Nasenbeine 259.
— fortsatz 324.
— fortsatz, lateraler 327.
— furche 324.
— gaumengang (Stenson) 334.
— gänge 625.
— grube 220.
— kapsel 257, 623.
— muscheln 624.
— rachengang 325, 621, 622.
— rinne 327.
— wall 325.
Nebenhoden 414.
— nieren 409.
Nephridium 394.
Nephrotom 137, 394, 402.
Nerven, extrakraniell 263.
Nervensegment siehe Neurotom.
— substanz 494.
— system, Arthropoden 497.
Nervus accessorius 548.
— acusticus 546.
— abducens 544.
— collector 556.
— facialis 544.
— Glossopharyngeus 546.
— hypoglossus 549.
— oculomotorius 541.
— olfactorius 540.
— opticus 540, 541.
Nervus trigeminus 543.
— trochlearis 543.
— vagus 547.
— visceralis 537.
— Vidianus 545.
Neuroblasten 499.
Neuromerie 201.
Neuron 500.
Neuroporus 202.
Neurotom 135.
Niere, Ampulle 405.
Nucleus pulposus 106.
Oberkiefer 259.
Obex 511.
Oesophagus 340.
Oliven 510.
Ohrkapsel 603.
Omentum majus 377, 381.
Operculum 521.
Organe, rudimentäre 8, 415.
—, Wanderung 391.
Organogenie 15.
— phylie 11, 15.
Os centrale 278.
— Incae 258.
— petromastoideum 255.
Ontogenie 2, 14, 15.
Ossificationspunkte 271.
Ostium, interventriculare 453.
Otolithen 598.
Ovarien 42.
Ovidukt 419.
Ovulation 41, 45.
Ovulationsperiode 41, 47.
Pachygastrula 90.
Palaeontologie 8.
Pandersche Kern 23.
Palingenesis 237.
Pallium 521.
Pankreas 369.
Paraderm 122.
Paradidymis 415.
Parietalange 517.
Parietalia 258.
Parietalzone 76, 114, 211.
Paroophoron 430.
Parovarium 429.
Parovarialanhänge 429.
Parotis 337.
Patella 284.
Paukenhöhle 609.
Paarungszeit 44.
Pekten 582.
Periamniotische Flüssigkeit 161.
Periblast, siehe Dotterwall.
Perikardialhöhle 203, 387.
Perineum, siehe Damm.
Peritonaeum 375.
Phalangen 280.
Pharynx 338.
— tonsille 336.
Prädisposition 645.
Pflügersche Schläuche 419.
Phylogenie 9, 15.
Pisiforme 279.
Placenta 188.
— cotyledonata 193.
— discoidea 192.
— diffusa 193.
— foetalis 189.
— Kreislauf 163, 190, 446.
— uterina 189, 194.
— zonalis 193.
Pleurahöhlen 387.
Pleuroperitonealhöhle 203.
Plexus chorioidei 527, 528.
— brachialis 554, 557.
— cervicalis superior 556.
— lumbo-sacralis 558.
— periphere 555.
Polkörperchen 25, 27.
— seite 60
Polyspermie 32.
Praeputium 436.
Praesphenoid 255.
Primitivchorion 166.
— streif 96, 225.
— wülste 72, 80, 98.
— rinne 72, 80, 225.
Primordialschädel, häutiger 250.
—, knorpeliger 251.
—, Ossifikation 254.
Processus frontalis 259.
— pterygoidei 259.
— styloideus 256, 612.
— vaginalis peritonaei 443.
Proamnion 159.
Progenie 15, 17.
Proktodäum 351, 438.
Pronucleus femininus 26.
— masculinus 33.
Pronephros siehe Vorniere.
Prophylie 11, 15.
Prosencephalon 495.
Protoplasma 18.
Protoplasmazone 19.
Prostata 439.
Prostoma 88.
Protovertebrae siehe Urwirbel.
Pyramiden 510.
Rachenhaut 204, 212, 312.
Radiärfurchen 522.
Ramus visceralis 559.
Rana temporaria 56.
Randbogen 523.
Randkerbe 147, 224.
Randwulst 146, 151.
Randzone 19.
Rathkesche Tasche 231, 312, 315.
Recessus pulmonales 387.
Reduktion 217.
Regeneration 68.
Reichertscher Knorpel 612.
Retina 582.

Rhombencephalon 495, 497, 509, 513.
Riechfeld 620.
Riechgruben 326.
Rhinencephalon 521, 526.
Ringsinus siehe Venensinus.
Rippen 269.
Rosenmüllersches Organ siehe Parovarium.
Rudimentäre Organe 638.
Rumpfmyotome 137.
Rumpfnerven 554.
Rumpfspalte 222.
Rusconischer After 89.
Saccus vasculosus 520.
Sacculus 595.
Sacrum 270.
Sakralwirbel 269.
Salmonidenei 148.
Samen 38.
Samenfäden 29, 417.
—, Lebensdauer der 38.
— Widerstandsfähigkeit 38.
Scala tympani 603.
— vestibuli 603.
Scapula 280.
Schafwasser 206.
Schamlippen 436.
Scheitelsteisslänge 245.
Schlüsselbein 280.
Schmelzorgan 352.
Schwangerschaftsdauer 630.
— theorien 36, 39.
Schwanzdarm siehe Caudaldarm.
Schwanzfaden 229.
Schwanzfalte 156.
Schwanzknöpfchen 229.
Schwanzlappen 147.
Schwänze angewachsen 229.
— frei 229.
— ohne Wirbelkörper 229.
Schweissdrüsen 568.
Scrotum 436.
Secundinae siehe Nachgeburt.
Seesselsche Tasche 214.
Segmentalorgane 394.
Segmentatio siehe Furchung 49.
Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes 265.
Selachier 148, 149, 323, 327.
Semilunarklappen 455.
Septum interventriculare 452.
— pellucidum 524.
—, pars membranacea 452.
— transversum 298.
— uro-rectale 432.
Serosa des Darmrohres 313.
Serotina 183, 184.
Seröse Höhlen 391.
— Hülle 155, 161.
Sertolische Zellen siehe Stützzellen.
Sesambeine 281.
Sexualstränge 415, 421.
Sichel 97, 119.
Siebbeinzellen 626.
Simonartsche Bänder 160.
Sinus coronarius 456, 471.
— frontalis 626.
— maxillaris 626.
— praecervicalis siehe Halsbucht.
— rhomboidalis 202.
— sphenoidalis 626.
— urogenitalis 408, 430, 434.
— venosus 447, 448, 455.
Skelettmuskeln 288.
— platte 305.
Sklera 587.
Sklerotom 133, 267.
Sklerozonen 309.
Somite 140.
Spaltraum, perivitelliner 19.
Speicheldrüsen 337.
Spermafäden 29.
Spermakern 33.
Spermatiden siehe Samenzellen.
Sphäre 64.
Sphenoid 253.
Spina bifida 269.
Spinnenzellen 501.
Splanchnicus 562.
Spongioblasten 499.
Squama occipitalis 258.
— ossis temporalis 259.
Squamosum 255.
Spindelfigur 26.
Sprossenbildung 36.
Strahlungen im Dotter 63.
Stammesgeschichte 9, 15.
Stammzone 75, 114.
Steigbügel 611.
Stensonsche Gänge 628.
Sternum 271.
Sternsubstanz 576.
Stirnfontanelle 257.
Stirnfortsatz 324.
Spritzloch 610.
Stomadaeum 214.
Subchordaler Strang 109.
Sulcus centralis 531.
— frontalis superior 532.
— frontalis inferior 532.
— interparietalis 523.
— olfactorius 534.
— praecentralis 532.
— temporalis superior 533.
Sutura interincisiva 260.
Sympathicus 558.
— des Halses 561.
— — Herzens 561.
Sympathicus des Kopfes 560.
Syncytium der Zotten 164.
Taeniae 511.
Talgdrüsen 567.
Teilungsebene 64.
Temporale 255.
Thalamus opticus 497, 518.
Thränenapparat 590.
— drüse 590
— kanälchen 590.
Tonsillen 336, 493.
Transformismus 8.
Transposition 455.
Truncus dorsalis 536.
— ventralis 536.
Tibia 283.
Tonsilla pharyngea 339.
Trophoblast 86.
Tuben 422.
Tuboparovarialkanal 430.
Tunica vasculosa lentis 577.
Tympanicum 255.
Unterkiefer 261, 328.
Umschlagsfalte, vordere 200.
— hintere 200.
Umformung 554.
Urachus 407.
— offen 408.
Urdarmgekröse 300, 316.
Ureier 393, 411.
Urform der Wirbeltiere 238.
Urharn 172.
— sack siehe Allantois.
Urkeimblatt 92, 94.
Urlymphe 93.
Urmund 88, 103.
— rand 88.
— lippe 88.
—, reduzierte Form 119.
Urniere 218, 397, 414.
— Leitband 441.
Uregenitalmembran 350, 433.
— spalte 349.
Urwirbel 121, 131, 221.
Urwirbel des Kopfes 140.
Uterinmilch 180.
Uterus 180, 181, 187, 427.
— bicornis 427.
— divisus 427.
— duplex 428.
Utriculus 595.
Überwanderung 39.
Variabilität 631.
Velum medullare anterius 512.
— posterius 512.
Vena azygos 479.
— cava inferior 477.
— — — doppelt 478.
— cava superior 470.
— — — doppelt 472.

Vena hemiazygos 479.
— jugularis 468.
— ischiadica 472.
— portae 473, 474.
Venae advehentes 474.
— cardinales 472.
— hepaticae 474.
— revehentes 474.
— subclaviae 472.
— omphalo - mesentericae siehe Dottersackvenen.
— umbilicales 172, 475.
Venen der Extremitäten 480.
— oberen Extremität 400.
— untern Extremität 481.
— Rumpfwand 472.
— Urniere 472, 478.
— des Wirbelschwanzes 472.
Venensinus 192.
Ventrikelschleife 446.
Vererbung 633.
— der Augenfarbe 634.
—, Faktoren der 641.
—, homochrone 641.
—, homotype 641.
—, Reihenfolge der 637.
—, sexuelle 640.
— gesetze 639.
— kraft 633.
Vernix caseosa 564.
Verschlussplatte 318, 608
Vesicula prostatica 416.
Visceralbogen siehe Kiemenbogen.
Vogelei 21.
Vomer 259.
Vorderarmknochen 280.
Vorderdarm 315, 340.
Vorentwickelung 17.
Vorkern, weiblicher 26.
— männlicher 33.
Vorknorpel 247, 248.
Vorniere 395.
Wachstum 68, 631.
Wangenbein 259.
Warzenfontanelle 257.
Wimpertrichter 402.
Windungen, Herkunft 534.
—, permanente 529.
—, transitorische 522.
Wirbelkörper, Spaltung 112, 273.
Wirbel-Diaphysen 272.
— -Epiphysen 272.
— -Ossifikation 271.
— ringe 268.
Wirbelsäule, Chimpanze 274.
—, Entstehung 267.
—, Gibbon 274.
— knorpelig 268.
— -Krümmung 274.
Wirbelschwanz 228.
Wirbeltheorie des Schädels 264.
Wolffscher Gang 397, 399.
— Körper siehe Urnieren.
Wolffsche Leiste 211, 274.
Wurm 513.
Wurzeln, hintere 503.
—, vordere 504.
Zahnleiste 351.
— papille 353.
— rudimente 358.
— säckchen 354.
Zähne, Ersatzzähne 357.
—, Heterotopie 358.
—, permanente 357.
Zellteilung 61.
Zirbel siehe Epiphysis.
Zottenbäumchen 164.
Zona pellucida 19.
Zunge 335.
Zungenbeinbogen s. Hyoidbogen.
Zwerchfellband d. Urniere 398.
Zwischenhirn 515.
Zwischenkiefer siehe Intermaxillare.
Zwischenkieferlippe 260.
Zwitter 412.

Berichtigungen.

Seite 241, 12. Zeile von unten lies normaler und pathologischer Embryonen.
„ 325, 13. „ „ oben lies Nasenrachengang statt Nasengang.
„ 368, 9. „ „ unten lies menschlicher Embryo statt männlicher Embryo.
„ 380, 6. „ „ oben lies Lig. hepato-gastricum statt gastrium.
„ 380, Fig. 224 unten rechts lies Mesogastrium posterius statt dorsale.

Date Due

QM601 K84
Kollmann
Lehrbuch der entwickelungsgeschicht
des menschen
QM601 K84